Repertorium specierum novarum regni vegetabilis

Herausgegeben von **Prof. Dr. phil. Friedrich Fedde.**

Beihefte / Band XCIV

B. Stefanoff:

Ueber die parallelen Beziehungen in der Entwicklung des Leitungs- und des Blattsystems unter Berücksichtigung der ökologischen Entwicklung der Landvegetation.

Ausgegeben am 1. April 1937.

DAHLEM bei BERLIN
FABECKSTR. 49
1937

Die Behauptung des Deszendenzprinzips als Weltanschauung in der Naturwissenschaft und die bedeutende Vermehrung der auf den verschiedenen Gebieten der Botanik festgestellten Tatsachen veranlaßt in der letzten Zeit die Forscher u. a. zum Behandeln einer Reihe von Problemen, die mit der geschichtlichen Entwicklung der Landvegetation verbunden sind, bzw. zur Klärung der verschiedenen Phasen, die von dieser Vegetation vom Zeitpunkt ihrer Entstehung bis zu ihrer endgültigen Niederlassung in ihren derzeitigen Wohnorten passiert worden sind. Von hervorragender Bedeutung innerhalb dieses Fragenkomplexes ist die Frage nach der Feststellung des Charakters der ältesten Landvegetation und der Verhältnisse, unter denen diese Vegetation eine Existenzmöglichkeit erreicht hat. Weiterhin ist es interessant das Wesen aller struktur-physiologischen Änderungen festzustellen, deren Auftreten und Behaupten es der Lebensform ermöglicht hat, sich an die mannigfaltigen Existenzbedingungen anzupassen. Die Klärung dieses dem Volumen nach umfangreichen und dem Inhalt nach mannigfaltigen Problems ist eine äußerst schwierige Aufgabe, da die als Belege in Frage kommenden Tatsachen, trotz ihrer scheinbar großen Zahl in Wirklichkeit vereinzelt nicht ausreichend und nicht systematisiert sind. Außerdem gehören diese Tatsachen zu den Bereichen der verschiedensten Disziplinen. Trotz des Umstandes z. B., daß die adaptive Evolution der Landvegetation ihrem Wesen nach eine ökologische Frage darstellt, unterliegt es keinem Zweifel, daß diese Evolution im Großen und Ganzen in engsten Parallelismus mit der Phylogenie der Pflanzen gestellt werden mußte. Es ist aber andererseits nicht zu verkennen, daß trotzdem in der Zusammensetzung der rezenten Land-Vegetation verschiedener Gegenden alle die Typen erhalten blieben, die als einzelne Etappen der ökologischen Evolution der Pflanzenform gelten können. Diese Evolution kann nur richtig erläutert werden durch ein detailliertes Eingehen auf das Wesen der in früheren geologischen Perioden existierenden Vegetationen. So kommen in Frage die Daten, die die Phytopalaeontologie liefern kann; gleichzeitig ist die Lösung des Problems, wenn auch indirekt, abhängig von der geschichtlichen Geologie, von der Stratigraphie der Erdschichten, von der Dynamik der Erdoberfläche und der Palaeogeographie des Festlandes überhaupt. Das Vorhandensein großer Lücken innerhalb der genannten Disziplinen, sowie einiger Widersprüche tatsächlicher Natur hat schließlich notwendigerweise das Aufstellen von Hypothesen allgemeiner Natur hervorgerufen, die ihrerseits versucht haben, ein harmonisches und wahrscheinliches Schema der ökologischen Evolution der Landvegetation zu liefern und diejenigen Grundsätze zu erklären, die die geographische Verteilung dieser Vegetation bedingen.

Der Parallelismus zwischen der ökologischen Evolution und der Phylogenie der Pflanzen.

Von der sehr gewagten Voraussetzung ausgehend, daß vielleicht die phytopalaeontologischen Daten eines Tages bis zu einem solchen Grade zunehmen könnten, der eine erschöpfende Vorstellung von der Zusammensetzung der Vegetation während der verschiedenen geologischen Perioden ermöglichen könnte, sollte man annehmen, daß durch diese Daten, nämlich durch die Morphologie und die anatomischen Eigentümlichkeiten der fossilen Formen die ganze Phylogenie des Pflanzenreiches zu rekonstruieren wäre. Diese Daten könnte man jedoch nie als eine ausreichende Quelle zur Aufklärung der ökologischen Evolution der Landvegetation ansehen, wenn in der gegenwärtigen Vegetation keine Bruchstücke dieser Evolution vorhanden wären, und wenn man zur Klärung der letzteren die Existenz einer Analogie nicht angenommen hätte, nämlich zwischen den strukturellen und physiologischen Eigentümlichkeiten der gegenwärtigen Pflanzen einerseits und denen der Pflanzen früherer geologischer Epochen andererseits.

Der große Gegensatz, der zwischen der mächtig entwickelten und mannigfaltigen Vegetation der Tropen und der in der Zahl armen, in ihrer Entwicklung anscheinend gehemmten polaren Vegetation besteht, bedingt die Annahme, daß die Wärme der wesentlichste äußere Faktor der ökologischen Evolution der Landvegetation ist. Schon die Tatsache aber, daß auch in den dem Aequator entlegensten Erdteilen Pflanzen vorkommen, sofern sie freien Boden vorfinden, und der Umstand, daß der Nordpol der Kälte in einem Waldgebiet liegt, deuten daraufhin, daß es auf der Erde keine Stelle gibt, wo die Vegetation infolge Wärmemangels nicht existieren könnte. Im Gegensatz dazu sind viele Wüstengebiete bekannt, wo öfters auf größeren Räumen entweder jegliche Vegetation fehlt oder derart spärlich ist, daß die Physiognomie des Geländes lediglich durch die Bodenfärbung bedingt wird. In diesem Fall ist nicht daran zu zweifeln, daß die Physiognomie der Vegetation und die Dichte der Pflanzendecke ausschließlich durch die Wassermenge und durch die Zugänglichkeit des Wassers für die Pflanzen bedingt werden. Wenn wir bedenken, daß die Temperatur sogar in den kältesten Gebieten nicht als ein das Pflanzenleben einschränkender Faktor gelten kann, müssen wir zugeben, daß auch in diesem Falle die Kontrolle der Vegetation von den Eigentümlichkeiten des Wasserhaushaltes direkt und nur indirekt von der den Zustand des Wassers bestimmenden Temperatur abhängig ist. Es ist dabei zu bedenken wie auch Berry daraufhinweist, daß bei einer Temperatur über $0\,^{0}$ C das Wasser flüssig, unter $0\,^{0}$ C aber fest ist[1]). Wir kennen tatsächlich keine polare oder Gebirgsgegend, die jeglicher Vegetation entbehre, sobald das Wasser, wenn auch auf kurze Zeit, im flüssigen Zustand auftritt. Die üppige Vegetation der polaren Meere, wo, wie bekannt ist, die Algen am mächtigsten ent-

---

[1]) E. W. Berry: The Past Climate of the North Polar Region. — Smithsonian Miscell. Collection, Vol. 82, no. 61 (1930) p. 29.

wickelt sind, kann gleichfalls als schlagender Beweis für diese Behauptung herangezogen werden.

Da die Aufrechterhaltung der Wasserbilanz der Pflanzen ausschließlich im Zusammenhang steht mit der Morphologie und den struktur-physiologischen Eigenschaften der vegetativen Organe oder genauer gesagt, mit denen des Wurzelsystems, der Leitungsbahnen und der Transpirationsorgane[1]), kann man behaupten, daß diese Eigentümlichkeiten von größter Bedeutung für die Pflanzenökologie sind, und daß die ökologische Evolution der Landvegetation ausschließlich durch solche morphologischen und strukturellen Elemente des Pflanzenkörpers bedingt wird, die von größter Bedeutung für die Konsolidierung des Wasserhaushaltes sind. Zu diesen Elementen gehören u. a. die oberirdischen Transpirationsorgane, die der Entwässerung direkt ausgesetzt sind, sowie die Gewebe des Pflanzenkörpers, deren Funktion in der Leitung des Wassers besteht. Es ist also augenscheinlich, daß die ökologische Evolution der Landvegetation im engen Zusammenhang steht mit der Aufrechterhaltung einer struktur-physiologischen Korrelation zwischen der Transpirationsfläche und der Leitungskapazität der Gefäße, weshalb man mit Recht annehmen kann, daß die Entwicklung der Transpirationsorgane und des Leitungssystems, die die allmähliche Loslösung des Pflanzenorganismus vom Wassermedium als ursprünglichen Lebenssubstrat erlauben, parallel und bei dem Vorhandensein einer völligen Wechselwirkung vor sich gegangen ist.

Wenn man von einer beschränkten Anzahl Erdalgen, von den Flechten und Moosen, die meistens Erdpflanzen sind, absieht, kann man sagen, daß die Vegetationsdecke der Erde durch *Pteridophyta*, *Gymnospermae*, *Dicotyledonae* und *Monocotyledonae* bedingt wird, indem die letzteren zwei Gruppen das inbezug auf die Zahl der Arten dominierende Element in fast allen Erdteilen darstellen. Eine Ausnahme bilden nur einige subpolare Länder, in deren Pflanzendecke die niederen Kryptogamen dominierend sind. Als Beispiel in dieser Hinsicht kann die Vegetation der subantarktischen Insel Südgeorgien dienen, die sich nach Scottsberg[2]) aus folgenden Arten zusammensetzt:

Lichenes	26 Arten	*Pteridophyta*	4 Arten
Musci	52 Arten	*Angiospermae*	15 Arten
Hepaticae	11 Arten		
	89 Arten		19 Arten

Dieser Fall, bei dem die niederen Sporenpflanzen mehr also 80% der Arten der Vegetationsdecke eines Gebietes mit extrem feuchtem Klima ausmachen, sowie der Umstand, daß die Erdalgen, die Moose und zum großen Teil die Flechten überhaupt an solche Orte gebunden sind, die durch das Auftreten einer hohen und konstanten Boden- und Luft-Feuchtigkeit charakterisiert sind, oder daß ihr periodisches

[1]) B. Huber: Die Beurteilung des Wasserhaushaltes der Pflanzen. — Jahrb. f. Wiss. Botanik, 64 (1924) p. 1—120.

[2]) C. Scottsberg: The Geographical Distribution of Vegetation in South Georgia. — The Geographical Journal (1902) p. 1—5.

Gedeihen durch die feuchte Jahreszeit bedingt wird, zeigen, daß zwischen der Phylogenie und der ökologischen Evolution der Landvegetation ein bedeutender Parallelismus existiert. Dieser Parallelismus läßt sich folgendermaßen ausdrücken: je niedriger die Stellung einer systematischen Gruppe in der phylogenetischen Leiter des Pflanzenreiches ist, umso stärker ausgedrückt ist ihre Gebundenheit an den mit dem Wassermedium mehr oder weniger verwandten Standort. Für die niederen Pflanzengruppen erlangt diese Behauptung die Bedeutung eines allgemeingültigen Prinzips, wenn man bedenkt, daß nur ein kleiner Teil der Algen unter extremen Verhältnissen auf dem Festlande leben kann, und daß Moose, wenn sie auch meistens keine Wasserpflanzen sind, geographisch hauptsächlich in den Gebieten mit feuchtem Klima lokalisiert sind. Da das feuchte Klima in den kalten Regionen am deutlichsten zum Ausdruck kommt, erreicht die Mannigfaltigkeit der Moose gerade in diesen Regionen ihr Maximum[1]). Wie im weiteren noch erläutert werden soll, kann das Prinzip der Existenz eines Parallelismus zwischen der Phylogenie und der ökologischen Evolution der Landvegetation, betont durch die geographische Verbreitung der niederen Sporenpflanzen, auch auf sämtliche höhere Pflanzengruppen ausgedehnt werden.

Da mit der Bezeichnung ökologische Evolution diejenige Evolution gemeint ist, die von den Pflanzenarten in bezug auf den Standort durchgemacht wird, erscheint eine genetische Klassifikation der verschiedenen Standorte sehr notwendig. Bei dieser Klassifikation wollen wir einen primären Standort abgrenzen, bei dem die Landvegetation zum ersten Mal die Fähigkeit erlangt hat, auf dem Festlande zu leben, und dann eine Reihe von sekundären Habitats, die sich die Pflanzen auf dem Wege der ökologischen Evolution später angeeignet haben. Indem wir die Existenz eines Parallelismus zwischen der ökologischen Evolution und der Phylogenie des Pflanzenreiches voraussetzen, müssen wir als Ur- oder primären Standort ohne weiteres diejenigen Ansiedlungsbedingungen bezeichnen, unter denen die Existenz solcher primitivsten Pflanzengruppen möglich ist, die die niedrigste Stufe in der Entwicklung der Pflanzenform überhaupt darstellen. Als ein solcher Urstandort ist zweifelsohne das Wassermedium anzusehen, das ein konstantes Lebenssubstrat der meisten Algen darstellt. Das Vorhandensein von Festlandformen unter den Algen und der Charakter der den Moosen eigenen Ansiedlungsorte zeigen jedoch, sofern diese Formen vom Standpunkte der Evolution als primär gelten können, daß die Aneignung der Existenzbedingungen außerhalb des Wassermediums durch die Pflanzenform einer Zeit zugeschrieben werden soll, zu der die genannten Pflanzengruppen aufgetreten sind, wobei die Verhältnisse, unter denen diese Gruppen auf dem Festlande am vorteilhaftesten leben können, auch die Eigentümlichkeiten desjenigen Standortes bedingen, der in bezug auf die Landvegetation als primitivster gelten soll. Da aber andererseits die ökologische Evolution dieser beiden primitiven Pflanzengruppen relativ sehr früh abgeschlossen worden ist, und da das Problem der ökolo-

[1]) D. Szymkiewicz: Études climatologiques: Les mousses comme l'indice de l'humidité de l'air. — Acta Soc. Bot. Poloniae, vol. IV no 2 (1927) p. 125—140.

gischen Evolution sich hauptsächlich auf die höheren Pflanzengruppen bezieht, die das dominierende Element der Landvegetation darstellen, so wäre es von viel größerem Interesse, das Ursprungs- oder Ausgangsmedium gerade dieser Pflanzengruppen festzustellen. Es wurde bereits darauf hingewiesen, daß es unmöglich ist, Aufschluß über das Wesen des ursprünglichen Standortes und die ökologische Evolution der Landvegetation nach ihrer Ansiedlung auf dem Bodensubstrat nur auf Grund der phytopalaeontologischen Daten zu gewinnen. Wenn wir aber die anatomisch-morphologischen Eigenschaften der Pflanzen, die unserer Vermutung nach in den ältesten geologischen Perioden als Festlandformen existiert haben, mit den Eigenschaften ihrer rezenten Verwandten vergleichen, und wenn wir dann auch als einen positiven Grund die Betrachtung aufstellen wollen, daß die Struktur der jetzt existierenden Pflanzen ein Erfolg der Einwirkung des Standortes darstellt, so könnten wir ohne Schwierigkeiten feststellen ebensogut die Natur des primitivsten oder urmöglichsten Standortes, wie auch alle die aufeinander folgenden Zustände der ökologischen Evolution, die heute noch unter der Form der verschiedenen, der rezenten Vegetation eigenen Standorte erhalten sind. Es folgt daraus, daß nur bei einem Vergleich der in den verschiedenen Standortsvorkommen z. Zt. vorhandenen Pflanzentypen wir in einer zweckmäßigen Weise die anatomisch-morphologische und die physiologische Entwicklung der Pflanzenform im Laufe der geologischen Geschichte feststellen könnten, zumal es sicher ist, daß der Standort der primitivsten Landpflanzen mehr oder weniger identisch mit dem Standort der rezenten Formen ist, mit denen diese Pflanzen die größte Ähnlichkeit in bezug auf ihre strukturellen und physiologischen Eigentümlichkeiten aufweisen.

I. Die Entwicklung des Leitungssystems und der Blattorgane im Laufe der geologischen Geschichte.

1. Die Devonflora. — a) *Psilophytales.*

Obwohl die Annahme sehr wahrscheinlich ist, daß das Auftreten der primitiven *Cormophyta* während der frühesten Perioden des Palaeozoikums vor sich gegangen ist, so wurden doch Beweise für die Existenz solcher Pflanzen zum ersten Mal mit Sicherheit erst im Silur gefunden. Nach Seward ist allerdings anzunehmen, daß bereits vor dem Ende der Silurzeit und vielleicht noch früher die Kontinente bereits durch die primitivsten Pioniere der Landvegetation besetzt wurden; er ist der Ansicht, daß die Pflanzenabdrücke aus dem Kambrium und Ordovicien sehr wenige positive Angaben aufweisen, um mit Sicherheit die Natur und das Wesen der primitivsten Landvegetation erläutern zu können[1]). Die silurischen Pflanzenreste, die in hohem Maße mit den Pflanzen, die im Anfang der Devonszeit existiert haben, identisch sind, liefern also infolge ihres fragmentaren Charakters wenige sichere Angaben über den Fortschritt, der in bezug auf die morpho-

[1]) A. C. Seward: Plant Life through the Ages. — Cambridge (1931) p. 100.

logische und strukturelle Evolution der Landpflanzen in dieser Periode erreicht wurde. Aus diesem Grunde kann das Studium der Eigentümlichkeiten der primitivsten *Cormophyta* erst mit der Devonzeit beginnen. Die fossilen Formen jedoch, die in den letzten Jahren in den zu dieser geologischen Formation gehörenden Schichten entdeckt wurden, sind, wie es scheint, äußerst wichtig für die Klärung der Eigentümlichkeiten der Pflanzen, die als primitivste Vertreter der *Xylophyta* gelten können, sowie der Landpflanzen überhaupt[1]).

Sehr wahrscheinlich erscheint die Annahme, daß der Übergang einiger Wasserpflanzen zum Leben auf dem festen Boden erst nach der Ausbildung der Leitungselemente möglich war, die durch die Umwandlung eines Teiles der Zellen des Grundgewebes des Thallus in Zellen mit Leitungsfunktion vor sich gegangen ist. Obwohl z. Zt. die direkte Ableitung der Xylophiten von einigen Algengruppen als am wahrscheinlichsten gilt, war es bis jetzt nicht möglich den Weg festzustellen, den die primitiven Wasserpflanzen bei dem Übergang zum Leben auf dem festen Boden zurückgelegt haben[2]). Ebensowenig festgestellt sind diejenigen fossilen Formen, deren Thalluszellen zum ersten Mal teilweise zu Leitungselementen umgewandelt wurden. Eine dieser Formen ist vermutlich die Pflanze, die im Devon Deutschlands gefunden wurde und bereits von Goeppert als *Haliserites Dechenianus* beschrieben wurde. Ihrem Habitus nach erinnert diese Pflanze an den Thallus einer dichotom verzweigten Alge; nach Zimmermann aber besitzt sie echte Leitungselemente, die in einem zentral angeordneten, nichtdifferenzierten Bündel als eine Gruppe von Tracheiden vorhanden sind[3]). Das Vorhandensein von Leitungselementen weist hier deutlich auf die Zugehörigkeit von *Haliserites* zu den Xylophyten hin; die allgemeine Morphologie und die sich an den Spitzen der dichotomen Verzweigungen entwickelnden Sporangien weisen deutlich daraufhin, daß diese fossile Form mit den Vertretern der Gruppe *Psilophytales* verwandt ist.

Nach den Entdeckungen über die Devonflora, die von Kidston und Lang in Schottland und von Kräusel und Weyland in Deutschland gemacht wurden, gilt diese Gruppe als primitivste unter den Farnpflanzen und unter den Xylophyten überhaupt[4]). Die äußere Ähnlichkeit zwischen *Haliserites* und den *Thallophyta*, bezw. zwischen dem ersteren und den Algen kann als ein Hinweis für den Wasserhabitat dieser Pflanzen gelten, wobei gleichzeitig die Schlußfolgerung gezogen werden könnte, daß die Differenzierung des Leitungssystems in seiner primitivsten Form im Wassermedium und auch vor der Entwicklung der Blattfortsätze vor sich gegangen ist. Als einzige Fortsätze können

---

[1]) W. Gothan: Die älteste Landflora. — Sitzungsber. d. Ges. f. naturforsch. Freunde, 12. V. (1931) p. 155.

[2]) H. Bankroft: The Arborescent Habit in *Angiospermae*. — New Phytologist Vol. XXIX (1930) p. 4—6.

[3]) W. Zimmermann: Die Phylogenie der Pflanzen. — Jena (1930) p. 111, Abb. 44.

[4]) K. Kidston and W. H. Lang: On Oldred Sandstone Plants showing Structure, from the Rhynie Chert Bed, Aberdeenshire, I. *Rhynia*. — Trans. R. Soc. Edinb. 51, III (1917), II. and III. *Rhynia*, *Hornea*, *Asteroxylon*, ibid. 52, III (1920); R. Kräusel und H. Weyland: Beitr. zur Kenntnis der Devonflora. — Abhandl. d. Senck. naturforsch. Ges. 40, II (1926). —: Über Pflanzenreste aus dem Devon Deutschlands. — Senckenbergiana 12 (1930).

in diesem Fall nur die Sporangien gelten, die sich an den Spitzen der dichotomen Verzweigungen ausbilden. Ähnliche Verzweigungen weisen auch manche anderen *Psilophytales* des Devons auf. Ein Teil dieser Formen, wie übrigens auch *Haliserites*, waren wahrscheinlich Wasserpflanzen. Auf Grund der Ablagerungs-Materialien, in denen die entsprechenden Pflanzenreste konserviert sind, kann man annehmen, daß die *Psilophytales* größtenteils Sumpfpflanzen waren[1]), weshalb man auch vermuten kann, daß sich wenigstens ein Teil ihrer vegetativen Organe über dem Wasser entwickelt hat.

Besonders wichtig für die Phylogenie, aber auch für die Erklärung der Ökologie der primitiven Landpflanzen, sind die devonischen *Psilophytales*, die von Kidston und Lang mit den Gattungsnamen *Rhynia* und *Hornea* belegt wurden. Im Vergleich zu *Haliserites* weisen diese beiden, ihrem äußeren Aussehen nach ähnlichen fossilen Typen, die im mittleren, aber vielleicht auch noch im unteren Devon gelebt haben, im allgemeinen einen unbedeutenden Fortschritt in ihrer Entwicklung auf. Sie stellten wahrscheinlich immergrüne Halbsträucher oder Chamaephyten dar mit einem bis 50 cm langen Stengel, und standen vermutlich den *Thallophyta* sehr nahe, da sie keine Wurzel hatten und eine dichotome Verzweigung des Stengels aufwiesen; letzterer hatte keine Fortsätze außer den sich terminal entwickelnden Sporangien. Diese *Psilophytales* sind allerdings sehr interessant vom Standpunkte der ökologischen Evolution. Der Stengelteil ist zusammengesetzt nur aus epidermalem Gewebe und Grundparenchym, in dessen Mitte eine einzige Protostele differenziert ist, und weist im allgemeinen eine äußerst primitive Organisation auf. Die Xylemzone des Protostelebündels ist hier nur aus Leitungstracheiden zusammengesetzt, die bei *R. Gwynne-Vaughani* von einem und demselben Typ sind, während sie bei *R. major* zu Protoxylem und Metaxylem differenziert sind. Diese Pflanzen weisen weder ein sekundäres Wachstum des Stengels noch irgendwelche Elemente der Rinde auf außer der einreihigen Epidermis. Ihr Stengelsystem, das eine unbedeutende Dicke hat und wahrscheinlich einen unbedeutenden mechanischen Widerstand besaß, besorgte auch die sämtlichen mechanischen und vegetativen Funktionen. Als eine sehr charakteristischeEigentümlichkeit der devonischen *Rhyniaceae* ist zu nennen also neben dem primitiven und sehr schwach entwickelten Leitungssystem noch das gänzliche Fehlen der Blattfortsätze, deren Funktion hier von der Stengeloberfläche ausgeführt wurde. Gerade diese Struktur-Eigenschaften der *Rhyniaceae* rechtfertigen die Behauptung, daß die Blattfortsätze des Stengels im allgemeinen sekundäre Gebilde darstellen, deren Auftreten mit den späteren Phasen der ökologischen Evolution der Landvegetation verknüpft ist. Die nächstfolgenden Phasen dieser Evolution sind weiter von den anderen und parallel mit den *Rhyniaceae* existierenden devonischen *Psilophytales* dargestellt, zu denen vor allen Dingen auch die Vertreter der fossilen Familien *Pseudosporochnaceae* und *Asteroxylaceae* gehören.

Tatsächlich wird ein Anfang in der Differenzierung der Blattstruktur eigentlich schon bei den *Rhyniaceae* beobachtet, bei denen ein

[1]) Berry: loc. cit., p. 4.

Teil der distalen Partien des dichotom verzweigten Stengels keine Sporangienbildungen aufweisen, weshalb sie von Sporangiophoren zu sterilen Phyllodien mit vegetativer Funktion umgewandelt werden. Das Vorhandensein solcher steriler Sporangiophoren kann man sowohl bei den *Rhynia* als auch bei den *Hornea* beobachten. In einer fortgeschrittenen Form jedoch kann man diesen Prozeß der Transformation der reproduktiven Fortsätze des Stengels zu vegetativen Fortsätzen bei einem anderen Devonvertreter derselben Gruppe, nämlich bei *Hostimella* beobachten. Hier sind die distalen Partien des Stengels zu langen Phyllodien und kurzen Sporangiphoren bereits deutlich differenziert. Deutlichere Hinweise auf die Herkunft der Blattstruktur, deren morphologisches Wesen sozusagen ein steriles Sporangiophor darstellt, finden wir bei manchen anderen devonischen *Psilophytales*, aber auch bei den rezenten Vertretern der Familie der *Psilotaceae*. In dieser Hinsicht besonders interessant ist die fossile Art aus dem mittleren Devons, die unter die Namen von *Pseudosporochnus Krejčii* genannt ist[1]). Sie erreicht die Dimensionen eines 3 m und darüber hohen Baumes und erinnert sehr ihrem äußeren Habitus nach an die *Rhyniaceae*, nur mit dem Unterschied, daß die distalen Teile des Stengels, d. h. die dünnsten Verzweigungen der Spitze ziemlich deutlich in sporophile oder fruchttragende und phylloide oder vegetative Fortsätze differenziert sind, indem in den meisteu Fällen die letzteren ebenso wie der Stengel dichotom verzweigt sind. Diese dichotome Verzweigung der phylloiden Fortsätze der *Pseudosporochnus,* wie sie auch bei manchen der Blattfortsätze der rezenten *Psilotaceae (Psilotum triquetrum, Tmesipteris Vieillardii)* erhalten ist, berechtigt zur Annahme einer vollen Homologie zwischen der Blattstruktur der *Psilophytales* und der Stengelspitze, bezw. dem sporophyllen Fortsatz eines nicht differenzierten Stengels.

Es ist also klar, daß der Blattfortsatz seinem Ursprung nach eine sekundäre und anfänglich zufällige Bildung darstellt, wobei sein Auftreten das Übertragen auf die dichotom verzweigten distalen Teile einiger wichtiger physiologischer Funktionen herbeigeführt hat, die ursprünglich durch den Stengel ausgeführt wurden, sodaß diese Teile des Stengels allmählich zu einem neuen Typ von Organen ausgebildet wurden. Es unterliegt keinem Zweifel, daß diese Beschränkung der Assimilation und der Transpiration auf die Stengelspitzen eine Folge der Änderung des Standortes und der Ansiedlung der Pflanzenform auf dem Festlande ist. Gleichzeitig aber kann man auch das Erscheinen einer Reihe anderer struktureller Modifikationen im Pflanzenorganismus vermuten, und an erster Stelle eine Erhöhung des mechanischen Widerstandes des Pflanzenkörpers, sowie eine Ausbildung und Verdickung des äußeren Schutzmantels. Es leuchtet ein, daß diese Eigenschaften die Existenz der Pflanzen außerhalb des Wassermediums ermöglicht haben. Das Auftreten der kortikalen Bildungen, die die positive Qualität eines Schutzmittels und die negative Qualität eines Isolators besitzen, ist also als ein sehr wichtiges Moment anzusehen, durch das einige vegetative Funktionen der Pflanze nur auf den jüngsten Spitzenteilen des Stengelsystems lokalisiert wurden, die letztere anfänglich

[1]) H. Potonié et C. Bernard: Flore dévonienne de l'étage de Barrande. — Leipzig (1904).

ausschließlich die Funktion eines Sporangiophors hatten. Die Entwicklung der Blattstruktur durch die allmähliche Umbildung der sporangientragenden Fortsätze der Phyllodien kann jedoch auch bei vielen anderen rezenten und fossilen Pflanzengruppen verfolgt werden. Es sei vor allem auf die Morphologie der Blattfortsätze der Vertreter zweier rezenter Gattungen hingewiesen, die die Familie *Psilotaceae* bilden. Bei den Arten der Gattung *Psilotum* treten die Blattfortsätze in Form kleiner grüner Schuppen auf, die oft dichotom verzweigt und physiologisch anscheinend bedeutungslos sind. An der Basis dieser Blattfortsätze oder, falls sie dichotom verzweigt sind, zwischen ihnen befindet sich das Sporangium, das anscheinend einen stark verkürzten, selbständigen Fortsatz darstellt. Das Entstehen dieser ganzen Struktur aus einer Gruppe dichotom verzweigter Stengelfortsätze bereitet keine Schwierigkeiten, da zur Erklärung der Herkunft der sporentragenden Knoten im Stengel von *Psilotum* schon die Annahme einer Verkürzung einer seitlichen Verzweigung und eines Zusammentreffens ihrer Fortsätze genügt.

Auch bei *Tmesipteris* ist der Zusammenhang zwischen den Blattfortsätzen, die dichotom verzweigte Thaelomteile darstellen, und dem Stengel deutlich sichtbar. Auch die Lage dieser Fortsätze, die sich in einer Fläche mit dem Stengel entwickeln, deutet auf die engere morphologische Ähnlichkeit hin, die zwischen dem dichotom verzweigten Thallus der Algen und dem Stengelsystem des *Psilotaceae* besteht. Es ist also klar, daß, wie neulich von Browne angenommen wurde, die Blattorgane der *Psilotaceae* als Modifikationen der thalloiden Achsen entstanden sind; es folgt daraus, daß wir die Existenz einer vollständigen Homologie zwischen diesen beiden Typen von Organen sowie auch zwischen ihnen und den Sporangiophoren vermuten können[1]).

Die Homologie zwischen Stengel und Blattfortsätzen kann weiter in einer ganzen Reihe anderer Pflanzengruppen verfolgt werden, z. B. an erster Stelle bei einigen fossilen *Articulatae*, zu denen die palaeozoischen Arten *Hyenia elegans* und *Pseudobornia ursina* gehören. Die endständig entwickelten und dichotom verzweigten Phyllodien entsprechen ihrer Form und ihrer Anordnung nach vollkommen den sporophyllen Fortsätzen; ihrer inneren Struktur nach entsprechen sie dem Stengel[2]). Bei den höheren Farnpflanzen aus der Gruppe der *Filicales* kann die Blattstruktur, obwohl sie stark morphoplastisch und nicht unerheblich entwickelt ist, kaum anders als eine kompliziertere Modifikation und eine Zusammensetzung der Stengel-Partien angesehen werden[3]). Die bei vielen fossilen *Filicales* beobachtete dichotome Verzweigung der Rachis, die dichotome Nervatur der Wedel, obwohl die letzteren häufig eine recht komplizierte Form aufweisen, sowie die Anordnung der Blattverzweigungen deuten zweifelsohne daraufhin, daß das Blattorgan dieser Pflanzen im Ganzen ein kompliziertes und aus vielen distalen, untereinander verwachsenen Stengelfortsätzen zusammengesetztes Gebilde darstellt. Die Vertreter der Fam. *Ophioglossaceae*

---

[1]) J. Browne: The *Neoggerathiae* and *Tingiae*. — The New Phytologist, vol. XXXII, 5 (1933), p. 355.

[2]) Zimmermann: l. c., p. 196—197.

[3]) Zimmermann: l. c., p. 196—197.

sind ein vorzügliches Beispiel zur Veranschaulichung der zwischen den phylloiden und den sporophyllen Fortsätzen bestehenden Homologie einerseits und der parallelen Beziehung dieser Gebilde zum Stengel der Pflanze andererseits. Identisch sind die Beziehungen zwischen Stengel und Blattfortsätzen auch bei den fossilen Gymnospermen aus der Gruppe der *Pteridospermae*, bei denen, wie übrigens auch bei den *Filicales*, das kompliziert gefiederte Blatt eine primitive Eigentümlichkeit darstellt, die sich durch die Modifikation und die Zusammensetzung eines dichotom entwickelten Zweigsystems direkt ableiten läßt[1]).

Der enge Zusammenhang, der zwischen dem sporophyllen Fortsatz und den Blattorganen besteht, kann, wenn auch auf dem Wege der Anomalien, auch bei gewissen rezenten *Gymnospermae* beobachtet werden, wie dies z. B. bei *Ginkgo biloba* der Fall ist. Auf Grund einer Reihe anomaler Gebilde[2]) läßt sich hier ohne Schwierigkeiten eine Homologie feststellen zwischen dem äußerlich und strukturell eigenartigen Blattorgan und einer Makrosporangiengruppe oder dem Makrosporophyll selbst. Diese anomalen Gebilde, die das Wesen des weiblichen Fruchtorgans bei den *Ginkgoales* umreißen, deuten daraufhin, daß es ein mit einem vegetativen Blatte vollkommen identisches Gebilde ist[3]), gleichzeitig aber auch auf eine große Aehnlichkeit zwischen der Herkunft der phylloiden Struktur bei den Farnen und der der *Gymnospermae* der genannten Gruppe. Die erhöhte Makrosporangienzahl, die auf dem gemeinsamen Zweige zuweilen bis 7 beträgt[4]), weist deutlich daraufhin, daß das vegetative Blatt von *Ginkgo biloba*, das einer solchen Makrospangiengruppe völlig homolog ist, auch hier als ein Ergebnis der Fusion einiger dichotom gespaltener Distalgebilde des Stengels anzusehen ist. Dies wird weiter durch die dichotome Nervatur der Blattorgane und durch die bei den Jugendblättern dieser Art beobachtete tiefe dichotome Spaltung bestätigt. Es sei schließlich noch auf den Umstand verwiesen, daß ihrer mehrmaligen Dichotomie nach die Blätter einiger mesozoischer *Ginkgoales*[5]) (z. B. von *Baiera Münsteriana* und *Ginkgo sibirica*) vollkommen an die dichotomische Verzweigung erinnern, die den distalen Stengelpartien der niederen *Pteridophyta*, insbesondere den *Psilophytales*, eigen ist.

Aus den Daten, die den morphologischen Eigentümlichkeiten der devonischen *Psilophytales* entnommen werden können, geht also hervor, daß die Blattstruktur ursprünglich an den Spitzen des Stengels entstanden ist und zunächst ein den sporophyllen Fortsätzen identisches Gebilde darstellte[6]).

---

[1]) Seward, l. c., p. 137—138.

[2]) M. Sakisaga: On the seed bearing leaves of *Ginkgo*. — Jap. Journ. of Botany Vol. 4 (1929) p. 219. — M. Miyoshi: Merkwürdige *Ginkgo biloba* in Japan. — Mitt. d. deutsch. Dendrol. Gesellsch. no. 43 (1931), p. 21—22.

[3]) J. H. Schaffner: *Ginkgo* a flowerless seed Plant. — Amer. Journ. of Botany, Vol. XIV, 3 (1927), p. 126—128.

[4]) R. Pilger: *Ginkgoaceae* in Engler u. Prantl: Natürliche Pflanzenfam. 2. Aufl., Bd. 13, (1926), p. 103—104.

[5]) H. Potonié: Die Entwicklung der Pflanzenwelt. — Weltall und Menschheit (1906), p. 341.

[6]) Einen Beweis in diesem Sinne erblicken wir auch in dem Umstand, daß der untere Teil des Stengels und der rhizomatische Teil der rezenten *Psilotaceae* keine den Blattfortsätzen homologen Gebilde aufweisen.

Wahrscheinlich waren anfänglich die auf diese Weise differenzierten Phyllodien Fortsätze ohne jede physiologische Bedeutung, wie dies z. B. bei den Arten der Gattung *Psilotum* der Fall ist; und erst nach der Befestigung einiger anderer Eigentümlichkeiten vegetativen Charakters, z. B. nach dem Auftreten der Rinde bei den höheren *Psilophytales*, erlangte der Blattfortsatz allmählich die Bedeutung eines wichtigen vegetativen Organs. Es muß jedoch hervorgehoben werden, daß sowohl bei den fossilen *Psilophytales* als auch bei den rezenten *Psilotaceae* die Blattorgane, falls sie überhaupt bereits vorhanden sind, keine bedeutende Größe erreichen und in allen Fällen eine relativ einfache innere Organisation aufweisen, die mit derjenigen des Stengels zuweilen vollkommen identisch ist. Bei dem rezenten *Psilotum triquetrum* z. B. weisen die Blattfortsätze kein Leitungsgewebe auf, wie dies übrigens auch bei den Arten der Devonfamilie *Asteroxylaceae* der Fall ist, wo die Blattorgane als kurze und fleischige, spiral angeordnete Fortsätze entwickelt sind, die an die Blätter der derzeitigen *Lycopodiaceae* erinnern. Sie bilden sozusagen die Gruppe der höheren *Psilophytales* und können als ein Bindeglied gelten zwischen der genannten Pteridophytengruppe und den *Lycopodiales*, wo die Blattstruktur schon vollkommen befestigt ist, nämlich durch das Auftreten der als Mittelnerv entwickelten fibrovasalen Elemente. Ein solches Gebilde kommt allerdings auch bei einigen Vertretern der *Psilotaceae* vor und z. B. auch bei den Blättern der Arten von *Tmesipteris*.

Die auf diese Weise entwickelten Blattorgane, deren Größe unansehnlich und deren innere Organisation einfach war, besaßen natürlich nur eine sehr beschränkte physiologische Bedeutung. Die Absonderung der jüngsten Stengelspitzen zu einem besonderen Typ von vegetativen Organen ging bei den höheren *Psilophytales*, wie dies schon erwähnt wurde, vor sich gleichzeitig mit der Erweiterung der vegetativen Masse, die die Dimensionen des Stengels erhöhte. Aber diese Absonderung ist auch als ein Resultat der auftretenden kortikalen Gebilde aufzufassen, die die Assimilations- und die Transpirationstätigkeit des Stengels weiter unmöglich gemacht haben. Das Auftreten der sekundären Rinde im Zusammenhang mit dem Übergange des Pflanzenorganismus zum Leben auf festem Boden ist sehr leicht erklärlich; indem sie jedoch einerseits als Schutz und mechanische Stütze dienen, sind die kortikalen Gebilde gleichzeitig auch als ein Isolator zu betrachten, der den Kontakt zwischen den lebenden Geweben des Stengels und der Außenwelt unterbricht. Die Differenzierung der oberen Stengelfortsätze als spezielle Organe zur Vollziehung einer Funktion, die bisher durch die ganze Oberfläche des Stengels besorgt wurde, wird gleichfalls ohne weiteres erklärlich; das Auftreten der Blätter, die ursprünglich eine einfache Modifikation der Stengelspitze darstellen, kann also als ein direktes Ergebnis des Auftretens der kortikalen Gebilde angesehen werden. Die Weiterentwicklung und Komplizierung des Blattorgans ist jedoch ausschließlich von der Entwicklung und der Vervollkommnung der Leitungsgewebe abhängig.

Bei den niederen *Psilophytales* aus der Devonzeit, die sich durch ihre unbedeutenden Dimensionen unterscheiden, sowie bei den jüngsten Entwicklungsstadien der *Psilotaceae* und der übrigen *Psilophytales*, ist

das Leitungssystem infolge des beschränkten Umfanges der zu bedienenden Masse und Oberfläche sehr schwach entwickelt und besteht in allen Fällen aus einer zentral gelegenen und ganz einfach gebildeten Protostele[1]). Eine bedeutendere Komplikation im anatomischen Bau des Stengels und des Leitungssystems ist bereits bei *Pseudosporochnus Kreysii* festzustellen, d. h. bei der devonischen Art, bei der die als Spitzenphyllodien entwickelten Blattfortsätze zum ersten Mal vorkommen. Infolge der schlechten Aufbewahrung des Materials war es allerdings nicht möglich, die Einzelheiten des anatomischen Baues dieser Art festzustellen, wie dies bei einigen Arten der *Asteroxylaceae* geschehen ist, wo neben den dicht angeordneten spiralen Blattfortsätzen und neben dem gut differenzierten kortikalen Gebilde das Innere des Stengels ein seiner Masse und Fläche nach erweitertes Leitungsgewebe des aktinostelischen Typs enthält.

Es unterliegt keinem Zweifel, daß die Erweiterung der Leitungsmasse und die Zunahme ihrer Oberfläche, die bei den *Asteroxylaceae* durch Komplikation der Form der ursprünglichen Protostele zustande kommt, sich aus dem Bedürfnis herleitet, eine physiologisch wirksame Korrelation zwischen den Leitungselementen und der von ihnen bedienten vegetativen Masse zu erhalten, deren Oberfläche infolge des Wachstumsprozesses allmählich und ununterbrochen zunimmt. Es ist also klar, daß die Erweiterung und die Komplizierung des Leitungssystems vom Anfang an eine Funktion des Wachstums der vegetativen Masse ist[2]). Die Existenz einer Korrelation zwischen der Masse und der Oberfläche der Pflanze einerseits und den Leitungselementen andererseits ist bei den verschiedenen Entwicklungsstadien der rezenten *Psilotaceae* deutlich beobachtet worden; die zunächst auftretende Protostele, die dem unteren Stengelteil eigen ist, modifiziert sich hier an höheren Stengelteilen, d. h. parallel mit ihnen erst zu einer Aktinostele und später zu einer Plektostele[3]). Indem es seine Entwicklung überhaupt mit einer sehr primitiven Struktur beginnt, wie dies bei *Tmesipteris* der Fall ist, wo wir eine einzige Tracheide haben[4]), kann das Leitungssystem, sogar bei den niedrigsten *Xylophyta*, mit der Zunahme der Masse des Stengels und seiner Oberfläche den Zustand einer bedeutenden Kompliziertheit erreichen.

Vom strukturell physiologischen Standpunkte jedoch kennzeichnet sich das Leitungssystem der *Psilophytales* durch eine sehr stark betonte Primitivität. Letztere äußert sich sowohl in bezug auf die Leitungskapazität als auch auf die mechanische Kapazität. Das Leitungssystem dieser Pflanzen war wahrscheinlich aus sehr kurzen und relativ engen Tracheiden mit spiral oder treppenartig verdickten Wänden zusammengesetzt und war weder für den schnellen Transport des Wassers noch für die Verleihung eines mechanischen Widerstandes

---

[1]) F. O. Bower: Size and Form in Plants, London (1930), p. 13—23.

[2]) Bower: l. c.

[3]) C. W. Wardlaw: Trans. R. Soc. Edinb. Vol. LIII (1925), p. 511. — B. Sahni: On *Tmesipteris Vieillardii* Dang., an erect. terrestrial species from New Caledonia. — Philos. Trans. Roy. Soc. London, vol. 213 (1925), p. 143.

[4]) J. E. Holloway: The Prothallus and young Plant of *Tmesipteris*. Trans. N. Z. Inst., vol. 50 (1918), fig. 79—83.

an den Pflanzenkörper besonders geeignet. Sogar in den Fällen, in denen der Stengel sekundäres Holz aufwies, wurde dieser Widerstand lediglich durch die mechanischen Gewebe der Rinde ausgeübt. Zum Schluß könnten wir sagen, daß der primitive Charakter der Leitungselemente bei den *Psilophytales* von besonderer Bedeutung zur Kenntnis der Biologie und des Habitats dieser Pteridophytengruppe ist. Unter Berücksichtigung der bereits festgestellten Korrelation zwischen der Intensität der Wasserzirkulation und der Assimilationsproduktivität in dem Sinne, daß je intensiver die Transpiration und der Wasserverbrauch, desto intensiver die Assimilationsproduktivität ist[1]), kann man zu der Feststellung gelangen, daß die *Psilophytales* Pflanzen waren, die ihre Assimilate sehr langsam aufgespeichert haben, also Pflanzen, deren vegetative Masse sehr langsam zunahm. Die Art, in der die Wasserbewegung durch die Wasserleitungen des Stengels vor sich geht, stellt andererseits den wesentlichsten inneren Faktor dar, der die Wasserbilanz der Pflanze bestimmt. Infolge der langsamen Bewegung des Wasserstromes ist die Wassermenge relativ gering, die die Transpirationsorgane verbrauchen können, ohne ein ungünstiges Defizit eintreten zu lassen, weshalb in diesem Falle die Existenz der Pflanzenform außerhalb der ständigfeuchten Standorte vollkommen ausgeschlossen ist.

Die auf diese Weise erläuterten struktur-physiologlschen Eigenschaften der *Psilophytales* kennzeichnen sie als sehr empfindlich gegenüber den Standortsbedingungen. Es wurde schon erwähnt, daß der Charakter der Ablagerungs-Materialien, in denen die fossilen Reste konserviert sind, mit genügender Sicherheit darauf hinweist, daß die devonischen *Psilophytales* Pflanzen der feuchten und Sumpfgegenden darstellten. Unter Berücksichtigung der geographischen Verbreitung der rezenten Verwandten dieser primitiv beschaffenen Pteridophytengruppe der *Psilotaceae*, aber auch der Verhältnisse, unter denen sie erhalten sind, kommen wir zu der Schlußfolgerung, daß die Existenz dieser Pflanzen nur unter den Bedingungen eines äußerst gemäßigten ozeanischen Klimas möglich war. In der Tat sind die rezenten Arten der *Psilotaceae* fast ausschließlich den Küsten der südlichen Halbkugel[2]) eigen und zwar stets als Bewohner der feuchten Wälder und der wasserreichen Gegenden, wo die Atmosphäre stets mit genügend Wasserdämpfen gesättigt ist[3]). Wenn wir uns auch hier von der Existenz eines Parallelismus zwischen den struktur-physiologischen Eigenschaften der rezenten *Psilotaceae* und denen der devonischen *Psilophytales* leiten lassen, kommen wir zu der Schlußfolgerung, daß auch die Standortsverhältnisse dieser beiden Gruppen in hohem Maße gleich sein dürften.

---

[1]) W. S. Iljin: Der Einfluß des Wassermangels auf die Kohlensäure-Assimilation. — Flora, Bd. 116 (1923), p. 376.

[2]) E. Pritzel: *Psilotaceae:* in Engler und Prantl: Die natürl. Pflanzenfam. 1. Aufl., 1. Teil, 4. Abt. (1902).

[3]) L. Cockayne: Vegetation in New Zealand. Veg. der Erde. XIV., 2. Aufl. Leipzig (1928), p. 201.

b) *Pteridophyta* und *Pteridospermae.*

Ein wichtiges Argument zur Aufrechterhaltung der Auffassung, daß sich die Landvegetation vor dem Beginn des Devons abzusondern begann, ist u. a. der Umstand, daß die systematische Differenzierung dieser Vegetation während der in Frage kommenden geologischen Periode bedeutende Fortschritte gemacht hat; zu dieser Zeit und insbesondere gegen Mitte und Ende der Periode haben schon fast sämtliche bisher bekannten Farngruppen und ein Teil der niederen *Gymnospermae* existiert. Außer *Psilophytales* treten gegen Mitte des Devons auch die Gruppen *Lycopodiales*, *Articulatae* und *Pteridospermae* auf; einige davon erreichen bereits während derselben geologischen Periode eine bedeutende morphologische und systematische Mannigfaltigkeit. Die *Lycopodiales*, die durch eine ganze Reihe morphologischer und struktureller Merkmale mit den niedrigsten Sporenpflanzen fast unmittelbar verbunden sind, nämlich mit den *Psilophytales*, waren zu jener Zeit durch ihre niedrigsten Formen vertreten, die als *Protolepidodendron*, *Cyclostigma*, *Archaeosigillaria* u. a. *Protolepidodendraceae* bezeichnet werden. Im Gegensatz zu den *Psilophytales*, die entweder immergrüne Chamaephyten oder niedrige Bäume *(Pseudosporochnus)* darstellten, besaßen die meisten devonischen *Lycopodiales*, ähnlich den später existierenden *Lycopodiales*, die Dimensionen echter Bäume mit einem Stamme, der eine bedeutende Höhe (bis 30 m) und eine bedeutende Dicke (bis 2 m Durchmesser) erreichte. Die anatomische Struktur des Stengels bei diesen Vorgängern der karbonischen *Lepidodendraceae* ist fast unbekannt; einige äußere Merkmale begründen jedoch die Annahme, daß zwischen den devonischen *Lycododiales* und denen des Karbons eine bedeutende Aehnlichkeit existiert haben dürfte.

Als eine charakteristische Eigentümlichkeit dieser Gruppe tritt vor allen Dingen die besonders starke Entwicklung der Rinde hervor, die bei manchen Arten 88% des Stengeldurchmessers ausmachte, während bei den rezenten Holzarten die Rinde im Mittel nur etwa 13,5 % beträgt[1]). Diese Rinde besteht ausschließlich aus verholzten Elementen und besitzt die Fähigkeit, ihre Dicke durch sekundäres Wachstum zu vergrößern; sie war augenscheinlich das einzige mechanische Element des Stengels. Indem sie die ganze mechanische Funktion des Stengels übernahm, erlangte hier die Rinde infolge ihres außerordentlich starken Dickenwachstums die Bedeutung eines starken Isolators, der den Kontakt zwischen den lebenden Geweben und der Umwelt unterbrach, so daß die Gewebe des peripheren Teiles des Stengels ihre Funktion als assimilierende und transpirierende Elemente restlos einbüßten. Diese Funktion, die ursprünglich durch die Oberfläche des Stengels besorgt wurde, lokalisiert sich also vollkommen in den Blattfortsätzen, die sich bei den *Lycopodiales* als assimilierende und transpirierende Organe allein behaupten.

Im Gegensatze zu der starken Entwicklung, die die Rinde bei den *Lepidodendraceae* erreichte, bildet das Xylem dieser fossilen Pflanzen, das in den meisten Fällen nur aus Tracheiden mit leiterartig verdickten

---

[1]) Zimmermann, l. c., p. 134.

Wänden gebildet ist[1]), nur einen sehr unbedeutenden Teil des Stengeldurchmessers; die Funktion des Xylems war, wie dies aus den Struktureigentümlichkeiten seiner Tracheiden ersichtlich ist, nur in einer Richtung beschränkt; es hatte nämlich die Rolle eines wasserleitenden Elementes zu spielen. Es ist also klar, daß die mechanischen Elemente der baumartigen *Lepidodendraceae* eine periphere Anordnung aufwiesen, weshalb der Stengel als Stützelement einen sehr einseitigen Wert besaß, und, wie Bower[2]) meint, nur an das Halten einer oben liegenden Last angepaßt war; dagegen war seine Fähigkeit gegen die Knickwirkung der Luftströmungen sehr beschränkt. Diese Struktur-Eigenschaften raubten dem Stengel der *Lepidodendraceae* die Biegsamkeit des Stengels der rezenten Bäume, bei denen die mechanischen Elemente eine zentral liegende Säule bilden, und deuten daraufhin, daß die baumartigen *Lycopodiales* des Palaeozoicums Bewohner von Gegenden mit einem ruhigen Luftmedium waren.

Die primäre Struktur des Stengels der *Lepidodendraceae* war entweder protostel oder syphonostel; das sekundäre Wachstum jedoch, das den später existierenden Arten eigen ist, ist bei den devonischen Vertretern dieser Gruppe nicht festgestellt worden; das Leitungsgewebe, bezw. das Xylem, das nur aus Tracheiden mit primitivem Aufbau zuzusammengesetzt war, bildete in seiner Gesamtheit eine sehr unbedeutende Masse, weshalb es nur imstande war, eine sehr beschränkte Blattfläche zu bedienen. Tatsächlich wiesen die Blattfortsätze der paläozoischen *Lycopodiales*, wenn sie sich auch als selbständige vegetative Organe endgültig differenziert haben, in den meisten Fällen nur unbedeutende Dimensionen auf; außerdem kennzeichneten sie sich durch eine deutlich ausgeprägte Primitivität ihrer Organisation. Die Blätter der devonischen *Lepidodendraceae* ähnelten stark den diesbezüglichen Fortsätzen der höheren *Psilophytales* aus der Familie *Asteroxylaceae*; sie stellten lanzettförmige oder schmal lineare Fortsätze dar, die oft eine dichotom verzweigte Spitze aufwiesen und längs des Stengels spiral angeordnet waren, und besaßen nur einen Mittelnerv. Die schwach entwickelte Nervatur und die sehr geringe Fläche des Blattfortsatzes deuten darauf hin, daß die mesophilen Gewebe der letzteren immer der größten Entwässerungsgefahr ausgesetzt waren[3]); sie stellen primäre Eigentümlichkeiten dar und sind zusammen als eine Korrelationserscheinung des primitiveren Aufbaus des Xylems und seiner beschränkten physiologischen Wirksamkeit als Leitungselement anzusehen.

Im Zusammenhang mit der Morphologie des Blattfortsatzes der devonischen *Lycopodiales* ist schließlich noch festzustellen, daß hier zum ersten Mal, wahrscheinlich infolge der sehr fortgeschrittenen Entwicklung der kortikalen Gebilde, die oberirdische vegetative Masse der

---

[1]) E. Ch. Jeffrey: The Anatomy of woody Plants. — 3. ed. Chicago (1926), p. 259—260.

[2]) Bower: l. c., p. 45.

[3]) B. Stefanoff: Versuch zur Darstellung einer parallelen Klassifikation der Klimate und der Vegetationstypen — Recueil de l'Acad. bulgare des Sciences. Bd. XXVI (1930), p. 54; D. Today: Significance of Reduction in Leaf-Size. — Journ. of Ecology. Vol. XX, 2 (1931), p. 299 und auch die Untersuchungen von Yapp (Ann. of Botany 26 (1912), p. 815—870.

Pflanze endgültig zu einem ausdauernden Stengelsystem und kurzdauernden Blattsystem differenziert wird, welch letzteres nach Beendigung seiner physiologischen Funktion von dem Stengel beseitigt wird. Die Beseitigung der Blattfortsätze bei den baumartigen *Lycopodiales* geht durch eine Art unvollkommener Artikulation vor sich, wie dies bei vielen rezenten *Pteridophyta* und bei manchen *Gymnospermae* der Fall ist.

Mit Rücksicht auf die angeführten morphologischen und strukturellen Eigentümlichkeiten der devonischen *Lycopodiales* und mit Rücksicht auf die wahrscheinliche Existenz einer bedeutenden Analogie in der Verbreitung der zu dieser Gruppe gehörenden fossilen und rezenten Arten können wir ähnlich den *Psilophytales* auch die *Lepidodendraceae* als Formen ansehen mit beständiger, aber wenig intensiver vegetativer Entwicklung und sehr langsamer Zunahme der vegetativen Masse einerseits, andererseits aber als Bewohner eines extrem feuchten Klimas, das den Wasserverbrauch der Pflanzen auf ein niedrigeres Niveau einschränkt. Sowohl die *Psilophytales* als auch die *Lepidodendraceae* sind infolge der Struktureigenschaften ihres Leitungssystems überhaupt als Formen anzusehen, die denjenigen Standorten eigen sind, die den primitivsten Habitat der Landvegetation kennzeichnen. Zu dieser Schlußfolgerung kommt man auch mit Rücksicht auf den Umstand, daß das Wurzelsystem der *Lepidodendraceae* stets flach entwickelt war und unmittelbar unter der Oberfläche lag.

Das bisher Gesagte gilt zweifelsohne auch für die *Articulatae*, die im Devon durch *Hyeniales*, *Pseudoborniales* und andere Gruppen vertreten sind, deren morphologische und anatomische Beschaffenheit zwar nicht genügend aufgeklärt ist, jedoch annehmen läßt, daß diese den *Psilophytales* nahe verwandten Xylophyten sich in ökologischer Hinsicht wenig von den Arten der genannten Gruppe unterscheiden. Ein beschränktes Interesse für die allgemeinen Richtlinien der strukturellen und der ökologischen Evolution der devonischen Flora bieten auch die Formen der Ordnung *Sphaenophyllales*, die von Gothan als Lianen angesehen werden[1]).

Der bedeutendste Fortschritt in bezug auf die strukturelle und physiologische Evolution der Devonflora ist jedoch bei den fossilen Arten festzustellen, die ihrem Habitus und ihren Blattorganen nach den Farnpflanzen der Gruppe *Filicales* ähneln und z. T. zu der genannten Gruppe, z. T. zu der Kategorie derjenigen *Archigymnospermae* gehören, die in der letzten Zeit mit der Sammelbezeichnung *Pteridospermae* belegt werden[2]). Einige Struktureigentümlichkeiten in bezug auf die Beschaffenheit des Zentralzylinders und der Rinde, aber auch der unbedeutende Durchmesser des Stengels, welcher der relativ stark entwickelten Rosettenkrone wenig entspricht, begründen die Annahme, daß mindestens ein bedeutender Teil dieser Phanerophyten Lianen waren.

Unter Zugrundelegung einiger wesentlicher Eigentümlichkeiten morphologischer und struktureller Natur kann man einen bedeutenden

[1]) W. Gothan: Palaeobiologische Betrachtungen über die fossile Pflanzenwelt. — Forsch. d. Geologie u. Palaeontologie, Heft 8 (1924), p. 134 ff.

[2]) Seward: Plant Life etc., p. 144 ff.

Unterschied zwischen den palaeozoischen *Pteropsida* und den bisher behandelten Farngruppen feststellen. Im Gegensatz zu den baumartigen *Lepidodendraceae* ist hier das Verhältnis zwischen der Breite der kortikalen Gebilde und dem Durchmesser des Zentralzylinders zu gunsten des letzteren bedeutend verändert, wodurch die *Pteridospermae* in dieser Hinsicht eher an die *Phanerogamae* als an die niederen Farnpflanzen erinnern. Wahrscheinlich im Zusammenhang mit der teilweisen Erweiterung, die die Masse des Leitungsgewebes erfährt, befindet sich andererseits die Entwicklung des Blattfortsatzes, der bei den *Pteridospermae* eine bedeutende anatomische und äußere Kompliziertheit erlangt; er unterscheidet sich wesentlich von den der Größe nach schwach entwickelten Blattorganen der *Lycopsida* und *Articulatae* und ähnelt vollkommen den verschiedenen Blatttypen, die der Gruppe der *Filicales* eigen sind. Aber auch hier, wie bei den früher behandelten Farngruppen, kann man stets eine vollkommene Ähnlichkeit zwischen den morphologisch mehr komplizierten Sporophyllen und den Blattfortsätzen feststellen, was auf die Existenz einer vollkommenen Homologie zwischen diesen beiden Typen von Stengelfortsätzen hinweist. Letztere unterscheiden sich nur durch die Funktion, die sie leisten, und stellen eigentlich nur eine schwächere oder stärkere Modifikation dar von vielen untereinander gruppierten Fortsätzen eines dichotomisch verzweigten Stengels. Zur Begründung dieser Deutung des morphologischen Wesens der komplizierten Blattfortsätze, die vom morphologischen Standpunkt mit dem Stengel der rezenten *Psilotaceae* aus der Gattung *Tmesipteris* vollkommen identisch sind, kann nicht nur die dichotomische Verzweigung der Rachis, sondern auch einiges aus der Phytopalaeontologie herangezogen werden. Bei den fossilen Resten aus der Devonzeit, z. B. bei denen, die mit der Bezeichnung *Cladoxylon* belegt werden und die manchmal als *Pteridospermae* angesehen werden, kann man auch vermuten, daß das, was man öfters für ein gefiedertes Blatt hält, eigentlich nur ein System von Stengelverzweigungen darstellt, die z. T. zu phylloiden Fortsätzen modifiziert sind[1]). Auch hier kann die große Ähnlichkeit zwischen den dünnsten phylloiden Gebilden des Stengels und den sporophyllen Fortsätzen, wie sie auch bei einigen devonischen *Psilophytales* und *Articulatae* beobachtet werden, als Beweis für die Auffassung herangezogen werden, daß diese Blattstruktur, wenn sie auch äußerlich die den gefiederten Farnblättern eigene Kompliziertheit erreicht hat, nur eine Modifikation eines ganzen Systems von dichotomisch verzweigten Stengelfortsätzen darstellt.

Die hier vorgeschlagene Deutung des morphologischen Wesens der den verschiedenen Farnpflanzen der Gruppe *Filicales* und den paläozoischen *Pteridospermae* eigenen Blattorgane hat einen recht bedeutenden Wert bei der Feststellung der Herkunft des gefiederten Blattes, das anscheinend vollkommen selbständig abgesondert und parallel dem nicht verzweigten Blattfortsatz der Farnpflanzen der Gruppe *Lycopsida* existiert hat. Man kann also behaupten, daß das vielen Farn- und Gymnospermen-Gruppen, aber auch zahlreichen Angiospermen-Pflanzen eigene gefiederte Blatt ähnlich dem einfachen nichtverzweigten

---

[1]) Seward, loc. cit., p. 137.

Blatt in gleichem Maße eine primitive Erscheinung darstellt, die in einer besonderen und selbständigen Weise die physiologische Korrelation zwischen der Größe der Transpirationsfläche und der Leitungskapazität des Xylems verbürgt. Es unterliegt keinem Zweifel, daß die physiologische Wirksamkeit des Xylemgewebes als Wasserleitungselement auch bei den Vertretern der paläozoischen *Pteridospermae* sehr beschränkt gewesen ist. Diese Annahme wird bestätigt sowohl durch die Natur der Wasserleitungen, die in dieser Gruppe ausschließlich aus Tracheiden bestehen, als auch durch die Struktur des Zentralzylinders überhaupt, der in manchen Fällen mit dem der Farne, in anderen Fällen aber mit dem Zentralzylinder der niederen *Gymnospermen* der Gruppen der *Cycadales* und *Cordaitales* identisch ist. Auch in diesem Falle sind die besondere Struktur des Zentralzylinders und die sehr beschränkte Entwicklung des sekundären Xylems nur die Ursache nicht nur der beschränkten Größe der Transpirationsfläche, die bei den *Pteridospermae* durch die Entwicklung der komplizierten, aber stark ausgeschnittenen Phyllodien erreicht wird, sondern auch der besonderen Morphologie der letzteren, die, soweit es sich nach den fossilen Resten urteilen läßt, sämtliche Merkmale der sog. xeromorphen Blätter besaßen. Die Blätter der *Pteridospermae* waren also ihrer Größe und Form nach mit denen der gegenwärtigen Farne der Gruppe der *Filicales* identiseh und besaßen sämtliche strukturellen Eigentümlichkeiten, die den Pflanzentypen eigen sind, deren Xylem aus irgendeinem Grunde eine beschränktere Leitungskapazität aufweist. Dazu gehören vor allen Dingen auch die fossilen und die rezenten Arten der Gruppen der *Cycadales*, *Cordaitales* u. *Coniferales*, deren Blattorgane trotz der großen Variationen in bezug auf Form und Größe stets der xeromorphen Blattstruktur eigene Besonderheiten aufweisen. In diesem Sinne ist es erforderlich weiter hervorzuheben, daß trotz der bedeutenden Gesamtfläche, die die komplizierten und sehr großen Blätter der *Pteridospermae* besaßen, diese Fläche vom Standpunkt der physiologischen Wirksamkeit und unter Berücksichtigung lediglich der Summe der Flächen der einzelnen Blätter als relativ gering zu bezeichnen ist, zumal hier vom physiologischen Standpunkte die einzelnen Teile des zusammengesetzten farnartigen Blattes mit den einfachen Blättern der *Coniferales* vollkommen idendifiziert werden können. Die Ähnlichkeit ist jedoch nicht nur in der äußeren Form vorhanden; sie läßt sich vielmehr auch bei gewissen Eigentümlichkeiten struktureller Natur feststellen[1]), z. B. bezüglich der Konsistenz der Blattstruktur, der Anordnung der Spaltöffnungen, die wie bei den Blättern der *Coniferales* in besondere Krypten eingeschlossen sind; ferner in bezug auf die schwache Entwicklung der Leitungselemente; letztere bilden den einzigen Nerv der einzelnen Blättchen, der zuweilen (z. B. bei den Pteridospermen-Gattung *Anemophyton*) sogar vollkommen fehlen kann. Alle diese Merkmale deuten daraufhin, daß die Blattorgane der *Pteridospermae* ihrer Struktur und Physiologie nach mit den xeromorph beschaffenen, den meisten *Gymnospermae* eigenen Blättern vollkommen identisch sind, trotzdem sie ihrem Habitus nach manchmal an die mesomorphen Blätter der leptosporangiaten Farne erinnern. Der hervorgehobene strukturphysio-

[1]) Zimmermann, loc. cit., p. 247.

logische Parallelismus zwischen den Blattorganen der rezenten *Gymnospermae* und der devonischen *Pteridospermae* kann wohl als eine sichere Grundlage dienen zur Feststellung eines Parallelismus auch in bezug auf die Bedingungen, unter denen die Existenz einer solchen Pflanzengruppe möglich ist.

*

Einige fragmentar erhaltene und aus dem Devon stammende Materialien berechtigen schließlich gewissermaßen zu der Vermutung, daß während dieser geologischen Periode auch manche andere gymnosperme Gruppen existiert haben, wobei in bezug auf die Struktureigentümlichkeiten des Xylems einige dieser Fossilien in eine gewisse Nähe sogar mit den *Coniferales* gebracht werden könnten[1]). Man könnte jedoch annehmen, daß schon mit der Absonderung der *Pteridospermae* die devonische Flora den Zustand eines bedeutenden Fortschrittes erreicht hat, sowohl in bezug auf ihre gesamte Entwicklung, als auch in bezug auf ihren Uebergang zum Leben auf festem Boden.

Aus den bisher geschilderten, lediglich im Zusammenhang mit der ökologischen Evolution analysierten struktur-physiologischen Eigentümlichkeiten der devonischen Pflanzengruppen ersieht man, daß die Vegetation dieser geologischen Zeit auf selbständigen Wegen zwei Entwicklungsstufen erreicht hat, die auch bis zur Gegenwart in einigen der großen systematischen Gruppen erhalten sind. Nämlich durch die während der Devonperiode lebende *Asteropteris*, die den primitivsten Schritt in der Absonderung der *Filicales* darstellt, haben die Gefäßkryptogamen mit dem Auftreten desplektostelischen Fibrovasalsystems den Entwicklungszustand realisiert, den diese Gruppe während ihrer geschichtlichen Evolution überhaupt erreicht hat. Indem sie also ihre Entwicklung bereits in der Devonzeit begannen, haben die *Filicales* in bezug auf die struktur-physiologischen Eigentümlichkeiten ihres Leitungssystems die bedeutendste und äußerste Vollkommenheit erreicht, die bei den Pteridophyten überhaupt festzustellen ist, entweder durch Zunahme der Masse und der physiologischen Wirksamkeit der Xylemfläche, wie dies hier durch den Zerfall der primären Syphonostele zustande kommt, oder infolge der Vervollkommnung der Kommunikation zwischen den einzelnen Tracheiden[2]) erreicht das Xylem der *Filicales* einen besonderen Fortschritt in bezug auf seine direkte physiologische Funktion. Indem es die Zunahme der Wasserzirkulation in der Pflanze fördert, ermöglicht dieses relativ vervollkommnete Leitungssystem ein teilweises Entfernen der *Filicales* von ihrem ursprünglichen Standort und ihre Anpassung an eine solche Umwelt, bei der die Wasserausscheidung der transpirierenden Organe eine bedeutende Zunahme erfährt. Die bedeutende Zunahme der Blattgröße bei vielen *Filicales*, die sehr verbreitete mesomorphe Struktur der Blätter und die relativ stärkere Entwicklung der Blattnervatur sind tatsächlich Merkmale, die auf eine bedeutende Vervollkommnung des Xylems in bezug auf seine Funktion als Wasserleitungselement hinweisen. Indem sie ihre mächtige und bis zur heutigen Zeit erhaltene Mannigfaltigkeit wäh-

---

[1]) Seward, loc. cit. p. 136—137.
[2]) Jeffrey: The Anatomy of woody Plants, 3 ed. Chicago (1926) p. 42—93.

rend der späteren geologischen Perioden erreichen, stellen die echten Farne unter allen *Pteridophyta* tatsächlich die Gruppe dar, die sich von dem Einfluß des ursprünglichen Standortes in stärkstem Grade losgelöst hat. Ausschließlish aber im Zusammenhange mit dem Charakter des Leitungssystems ist dagegen jede Möglichkeit eines sekundären Wachstums des Stengels, sowie der Zunahme seiner mechanischen Stabilität beseitigt[1]. Dies ist auch die Ursache, weshalb die echten Farne, zu denen mehr als 5000 Arten gehören und die an der Bildung der Pflanzendecke in bedeutendem Maße beteiligt sind, meistens krautartige Gewächse darstellen, wobei die wenigen baumartigen Formen ein beschränktes Dickenwachstum und eine beschränkte Höhe des Stammes aufweisen.

Die zweite Etappe in der Entwicklung der Landvegetation, die in der Devonzeit existiert hat, wird durch die *Pteridospermae* gekennzeichnet, die sozusagen das Laboratorium darstellen, in dem die Pflanzenform auf dem Wege des blinden Tastens die Wege und die Mittel ihrer weiteren Entwicklung entdeckt hat. Trotzdem die *Pteridospermae* einen bedeutenden Fortschritt auf dem Wege zum Leben auf festem Boden erreicht haben, und zwar hauptsächlich durch die Vervollkommnung der Schutzeinrichtungen des reproduktiven Systems, haben sich doch bei dieser Gruppe in ihren vegetativen Organen die primitiven Eigentümlichkeiten fast restlos erhalten, durch die sich die paläozoischen *Lycopsida* kennzeichnen. Infolgedessen zeichnet sich auch das Xylem dieser Pflanzen als Leitungs- und mechanischer Faktor überhaupt durch eine beschränkte physiologische Wirksamkeit aus. Dies wird durch die geringe Weite der Tracheiden, aber auch durch die sehr beschränkte Größe des Zentralzylinders bestätigt. Diese Merkmale betonen deutlich das Fehlen breiterer Möglichkeiten für die diesbezüglichen Pflanzen, die Standortsbedingungen uneingeschränkt zu wählen.

Die in Frage kommenden Eigentümlichkeiten des Leitungssystems, aber auch die typisch xeromorphe Organisation der Blattorgane, wenn man sie mit den gleichartigen Eigentümlichkeiten einiger rezenter Pflanzenformen vergleicht, bestätigen die Annahme, daß auch die *Pteridospermae*, wie auch alle übrigen devonischen Pflanzengruppen, Bewohner eines primitiven Standortes waren, der den Wasserverbrauch und die Assimilations-Tätigkeit der Pflanze in höchstem Maße einschränkte. Die *Pteridospermae* waren infolgedessen, ähnlich den meisten rezenten Gymnospermen langsam wachsende Pflanzen; durch das Auftreten eines eustelischen Fibrovasalsystems aber, das bei einigen Formen dieser Gruppe festzustellen ist, behauptet sich hier sozusagen zum ersten Mal eine Struktur, die die endgültige Befestigung der baumartigen Form und die uneingeschränkte Zunahme der vegetativen Masse erlaubt. Mit anderen Worten: bei den *Pteridospermae* wird durch das eustelische System und durch die erworbene Möglichkeit eines uneingeschränkten sekundären Wachstums in die Funktion des Xylems auch die der mechanischen Stabilität eingeschaltet, die bei den meistverbreiteten *Gymnospermae* der Gegenwart, nämlich bei den *Coniferales*, ihren Höhepunkt erreicht.

---

[1]) Bower, loc. cit., p. 141.

Die Devonflora besaß keine strukturellen Einrichtungen gegen die Dürre und war typisch hygrophytisch, weshalb man natürlich annehmen kann, daß ihre geographische Verbreitung nur auf diejenigen Teile des Erdballs beschränkt gewesen sein dürfte, die ein feuchtes Klima aufwiesen. Man kann daher, unter Berücksichtigung des Umstandes, daß auch jetzt mit die größte Feuchtigkeit des Klimas die Gebiete aufweisen, die vom Aequator mehr entfernt sind[1]), mit einer gewissen Sicherheit annehmen, daß die Devonflora in den wärmeren Erdteilen nur sehr geringe Entwicklungsmöglichkeiten gefunden hat, da dort ein typisch und dauerhaft feuchtes Klima kaum denkbar ist[2]).

II. Die Karbon- und Permflora.

Der Besprechung der Eigentümlichkeiten der oberpaläozoischen Flora, d. h. der Flora, die während der Karbon- und Permzeit existiert hat, ist vorauszuschicken, daß in bezug auf die gesamte Phylogenie des Pflanzenreiches die Flora der genannten geologischen Perioden vom struktur-morphologischen Standpunkte aus nur einen sehr unbedeutenden Fortschritt darstellt im Vergleich zu der Entwicklungsstufe, die sie während der Devonzeit erreicht hat. Man kann daher annehmen, daß auch die ökologische Entwicklung der oberpaläozoischen Flora keinen Fortschritt aufzuweisen hatte.

Aus den phytopalaeontologischen Dokumenten ersieht man, daß die Bestandteile der Vegetation der oberpaläozoischen Periode folgende Gruppen der gefäßkryptogamen Pflanzen waren: *Lycopsida*, *Articulatae (Equisetales* und *Sphaenophyllales)* und *Filicales eusporangiatae* und von den *Gymnospermae* die Gruppen *Pteridospermae*, *Cycadophyta*, *Ginkgoales* und *Coniferales*.

Die Gruppen *Lycopsida* und *Articulatae* waren aus einer großen Formenzahl zusammengesetzt und bildeten während des Karbons und zu Anfang der Permperiode die Hauptmasse der Landvegetation; zu dieser Zeit erreichten sie sozusagen den Höhepunkt ihrer Entwicklung. In bezug auf ihre struktur-physiologische Entwicklung aber konnten sie einen bedeutenderen Fortschritt als den gegen das Ende der Devonperiode erreichten nicht verzeichnen. Für die übrigen paläozoischen Gruppen gilt gerade das Gegenteil, nämlich einerseits für die höheren Farne *(Filicales)*, mit deren Auftreten die Gefäßkryptogamen die in dem Rahmen dieser Gruppe äußerste Vervollkommnung, bezw. die Anpassung an die Bedingungen der sekundären Standortsbedingungen erreichen, andererseits für die *Gymnospermae* der Gruppen der *Cordaitales*, *Ginkgoales* und *Coniferales*, bei denen sich der baumartige Habitus endgültig behauptet hat.

Es sei vor allen Dingen darauf hingewiesen, daß die paläozoischen *Filicales* in bezug auf ihre strukturellen Eigentümlichkeiten eine primitivere Stellung einnahmen als die Farne der Gruppe der *Filicales*

[1]) Szymkiewicz: Etudes climatologiques. III. — Acta Soc. Bot. Poloniae vol. I, 304 (1923) p. 250.

[2]) B. Stefanoff: Versuch zur Darstellung einer parallelen Klassification der Klimate und der Vegetationstypen. — Rec. Acad. Bulg. Sci. vol. XXVI (1930) p. 13 u. 86.

leptosporangiatae, deren Auftreten und weitere Entwicklung mit den späteren Perioden der geologischen Geschichte verknüpft ist. Die primitivsten Eigentümlichkeiten strukturellen Charakters weist unter den *Filicales eusporangiatae* die paläozoische Familie der *Coenopteridaceae (Coenopteridales)* auf, die, wie dies die Untersuchungen von Tansley, Bertand, Kidston und Gwynne-Vaughan gezeigt haben, eine äußerst wichtige Uebergangsgruppe darstellt, die die *Psilophytales* des Devons fast unmittelbar mit den rezenten *Filicales leptosporangiatae* verbindet, aber vielleicht auch mit den parallel existierenden *Pteridospermae*[1]).

Der Zusammenhang zwischen den Vertretern der *Coenopteridaceae* und einigen höheren *Psilophytales* (z. B. *Pseudosporochnus*) kommt zum Ausdruck sowohl bei der unvollständigen strukturellen und morphologischen Zerteilung der Blattfortsätze als auch bei den Eigentümlichkeiten, die die Beschaffenheit des Zentralzylinders kennzeichnen. In vielen Fällen ist hier, wie auch bei den erwähnten *Psilophytales*, die Differenzierung der Blattstruktur aus dem Stengel noch nicht gänzlich vollendet, obwohl ein Beginn der Absonderung der Rhachis und die stärkere Modifizierung ihrer seitlichen Fortsätze in typische blattartige Gebilde beobachtet werden kann. In bezug auf die Evolution der Blattorgane, abgesehen von der Zunahme der Zahl der letzteren, stellen die *Coenopteridaceae* keinen bedeutenderen Fortschritt im Vergleich zu dem von den höheren *Psilophytales* erreichten dar. Das Gesagte gilt restlos auch für die strukturellen Eigentümlichkeiten der Blätter, aber auch für die Leitungselemente des Stengels, die zu einem aktinostelischen Zentralzylinder zusammengefaßt sind; letzterer bildet meistens eine nichtgegliederte, nur aus Tracheiden mit Leitungsfunktion zusammengesetzte Masse. Infolge des Fehlens von Kambiumgewebe weist das Xylem dieser Farnpflanzen wie auch das der *Psilophytales* kein sekundäres Wachstum auf.

Ein etwas bedeutenderer Fortschritt in bezug auf die Entwicklung des Leitungssystems, der eine größere Ausdehnung der vegetativen Fläche erlaubt, kommt weiter zustande durch den Zerfall des primitiven protostelischen oder syphonostelischen Zylinders. Dies kann man nur bei den zu den *Filicales eusporangiatae* gehörenden Gruppen beobachten, nämlich bei den *Ophioglossales, Marattiales* und bei der Uebergangsgruppe *Osmundales*. Diese Gruppen, die sich bis in die Gegenwart mit einer sehr beschränkten Artenanzahl erhalten haben, haben ihre Entwicklung gleichfalls während der Karbon- und Permzeit begonnen. Das Auftreten des plektostelischen (dyktiostelischen), meristelischen und des polyzyklischen *(Psaronius)*, fibrobasalen Systems bei diesen Pflanzen, welche die Leitungsgewebe in einem bedeutenden Maße ausdehnen, ist als eines der wichtigsten Merkmale der *Filicales* anzusehen; gleichzeitig stellt es einen bedeutenden Fortschritt auf dem Wege der ökologischen Evolution dar, der fördernd wirkt, sowohl auf die Ausdehnung der Blattfläche und das Zustandekommen einer relativ komplizierten Beschaffenheit der Blattorgane als auch auf den Uebergang dieser Farngruppe zu den ungünstigen Standortsbedingungen. Gerade diese Eigentümlichkeiten strukturellen Charakters,

---

[1]) Zimmermann, loc. cit., p. 186—187.

die im Laufe der Zeit z. T. vervollkommnet wurden, ermöglichten es einem Teil der *Filicales eusporangiatae* ihre Existenz bis zur Gegenwart zu erhalten.

Es ist klar, daß mit dem Auftreten dieser Gruppe eine Entwicklung beginnt, deren endgültige Form bei den *Filicales leptosporangiatae* festzustellen ist und die alle die Möglichkeiten strukturell-physiologischer Natur erschöpft, die die an und für sich sehr primitive Architektonik der gefäßkryptogamen Pflanzen zuläßt. Wir haben bereits Gelegenheit gehabt, darauf hinzuweisen, daß erst bei den niedrigsten zu der Gruppe der *Pteridospermae* gehörenden *Gymnospermae* die Entwicklung der Landvegetation die Richtung einschlägt, die zur endgültigen Behauptung des gegenwärtigen baumartigen Typs führt, der als eine mechanische Struktur am vorteilhaftesten bei den *Coniferales* zum Ausdruck kommt.

Die phytopalaeontologischen Daten deuten daraufhin, daß der Anfang der Samenpflanzen, abgesondert in der Form der erwähnten *Pteridospermae*, sich bereits vom mittleren und oberen Devon ableiten läßt, und daß ihre Abstammung wie die der Farne durch die fossilen Formen vom *Cladoxylon*-Typ mit der Gruppe *Psilophytales* direkt verbunden wird[1]. Die morphologischen und strukturellen Eigentümlichkeiten der Gruppe *Pteridospermae* sind hauptsächlich an den Familien der *Medullosaceae* und *Lyginodendraceae* studiert worden, die durch ihren Habitus und ihre vegetative Gliederung wie erwähnt eine große Aehnlichkeit mit den *Filicales* aufweisen, aber ihre anatomische Beschaffenheit zeigt eine bedeutende Ähnlichkeit mit einigen fossilen und rezenten *Gymnospermae*. Die Beschaffenheit des Zentralzylinders ist aber bei den Vertretern dieser beiden Familien ganz verschieden. Bei den Arten der Familie der *Medullosaceae*, die, wie auch die *Lyginodendraceae*, hauptsächlich während der Karbon- und Permzeit gelebt haben, gehört das Leitungssystem zum stelaren Typ, da es aus einer bedeutenden Anzahl großer und kleiner konzentrischer Bündel zusammengesetzt ist und darin sowohl an die *Filicales leptosporangiatae* als auch an die rezenten gymnospermen Pflanzen der Gruppe der *Cycadophyta* erinnert. Auf Grund dieses Merkmals gilt u. a. die letztere Gruppe als phylogenetische Verwandte der *Medullosaceae*[2]. Abgesehen von dem sekundären Wachstum des die einzelnen Bündel bildenden Xylems und von der partiellen Zunahme der Leitungsmasse, bewahren also die *Medullosaceae* durch ihre anatomische Beschaffenheit den Zustand des Fortschrittes, den die höheren Farnpflanzen erreicht haben. Vom Standpunkt der ökologischen Evolution können also diese *Pteridospermae* als Pflanzen gelten, die mit den paläozoischen *Filicales* völlig identisch sind.

Eine ganz andere Beschaffenheit weist der Zentralzylinder der *Lyginodendraceae* auf, bei dem das Leitungssystem des Stengels, indem es zunächst in der Form einer *Eustele* mit collateral entwickelten Bündeln auftritt, nachher infolge des sekundären Wachstums die Struktur erlangt, die den meisten gegenwärtigen Baumarten eigen ist.

---

[1] A. C. Seward: Studies in fossil Plants III (1917); D. H. Scott, Studies in fossil Botany, 2. ed., London (1923).

[2] Jeffrey: l. c., p. 295; Seward (1931), p. 221.

Obgleich nun die *Lyginodendraceae* durch die Entwicklung und das Wachstum des Xylems an den Stengel der höheren Pflanzen erinnern, unterscheiden sie sich doch durch die strukturellen Eigentümlichkeiten und die physiologische Wirksamkeit der Wasserleitungen nur wenig von den übrigen *Archigymnospermae*. Andererseits ist aber festzustellen, daß infolge der gleichmäßigen Entwicklung des sekundären Xylems hier keine Jahresringe beobachtet werden können, was darauf hinweist, daß die Elemente des Xylems, nämlich die Tracheiden, die sich im Laufe des Jahres entwickeln, von ein und derselben Natur sind; diese Tracheiden sind relativ eng, und wie bei fast allen paläozoischen *Gymnospermae* mit Hoftüpfeln nur an den radialen Wänden versehen. Die homogene Struktur der Tracheiden des ganzen Xylems deutet darauf hin, daß auch in diesem Falle die Tracheiden lediglich die Bedeutung von Leitungselementen besaßen, während die mechanische Funktion wie auch bei den paläozoischen *Lepidodendraceae*, von der sekundären Rinde besorgt wurde, die auch bei der genannten Pflanzengruppe einen bedeutenden Teil des Durchmessers des Stengels ausmacht.

Die strukturellen und die morphologischen Eigentümlichkeiten der Blattorgane der *Pteridospermae* stehen, wie bereits erwähnt, in voller Korrelation zu den Eigentümlichkeiten des Leitungsgewebes. Indem sie äußerlich an die Blätter der *Filicales* stark erinnern, erschöpfen diese Organe bei der *Pteridospermae* sämtliche Variations- und Abänderungsmöglichkeiten, die der in Frage kommenden Farngruppe eigen sind[1]). Eine vollkommene Ähnlichkeit zeigt sich nur in der inneren Blattstruktur, vor allem in der Nervatur, die sich in beiden Fällen auf die dichotomische Verzweigung zurückführen läßt. Die Anzahl der Nerven ist relativ beschränkt, außerdem fehlt hier vollkommen die tertiäre Nervatur, die hauptsächlich den Blättern der höheren Pflanzen eigen ist. Dieses Merkmal steht im Zusammenhang mit der beschränkten Blattfläche, die auch hier durch das Hervortreten des gefiederten Blattes sehr stark rückgebildet ist, und stellt ähnlich der äußerlich hervortretenden Xeromorphie, wie auch bei allen niederen Gefäß-Pflanzen, die ein tracheidales Wasserleitungssystem besitzen, eine architektonische Eigentümlichkeit primitiver Art dar, die mit der schwachen Leitungskapazität des Xylems in engstem Zusammenhang steht.

Die phytopaläontologischen Daten zeigen, daß die ökologische Entwicklung der mit dem Auftreten der *Gymnospermae* stark fortgeschrittenen Landvegetation sich bereits im Laufe des Karbons in einem ziemlich schnellen Tempo vollzogen hat. Eine Bestätigung dafür finden wir darin, daß frühestens gegen das Ende des Karbons und massenhaft während der Permzeit neben den *Pteridospermae* bereits ziemlich mannigfaltige und wesentliche Gruppen der *Gymnospermae* existiert haben; nämlich *Cordaitales*, *Ginkgoales* und *Coniferales*, nach einigen Autoren aber auch die *Cycadophyta*[2]).

In bezug auf die morphologischen und die strukturellen Eigentümlichkeiten unterscheiden sich die als *Cycadophyta* und *Ginkgoales*

---

[1]) Seward, (1931), p. 215–216.

[2]) H. Bossler: A Cycadophyte from the north-american Coal Measures — Amer. Journ. of. Sci. 42 (1916).

geltenden paläozoischen Formen fast gar nicht von den *Pteridospermae*, weshalb ihre Trennung von dieser Gruppe recht schwierig ist. Eine sehr starke Annäherung an die gegenwärtigen *Coniferales* zeigen allerdings die *Cordaitales*, die hauptsächlich während der Karbon- und Permperiode als selbständige Gruppe hervortreten.

Wie auch Zimmermann (loc. cit., p. 283) meint, haben die *Cordaitales* ähnlich den übrigen *Gymnospermae* aus dem Paläozoikum tatsächlich eine Kombination von Merkmalen aufgewiesen z. T. primitiven Charakters, z. T. aber auch solche, die auf eine fortgeschrittenere Entwicklung hindeuten. Besonders in der Ausbildung der vegetativen Organe zeigen die *Cordaitales* tatsächlich Merkmale, die sich in ihrer Vervollkommnung denen der gegenwärtigen *Coniferales* nähern. Dies gilt vor allen Dingen für die strukturellen Eigentümlichkeiten des Xylems, das, wenn man von dem sehr stark entwickelten Mark absieht, an das der gegenwärtigen Vertreter der *Araucariaceae* erinnert. Die zahlreichen, auf den radialen Wänden der Tracheiden dicht angeordneten Hoftüpfel dienen anscheinend der Förderung der Wasserzirkulation. Im Zusammenhang damit haben auch die Blattorgane der *Cordaitales* eine gewisse Fähigkeit erworben, ihre Oberfläche und ihre Größe auszudehnen, indem sie zuweilen eine Länge von 1 m erreichen.

Ihrer äußeren Gesamtform, und z. T. auch ihrer Struktur nach, erinnern die Blätter der *Cordaitales* ziemlich stark an die einiger monokotyler Pflanzen, in bezug auf ihre physiologischen Eigentümlichkeiten jedoch bewahren sie vollkommen die Eigenheiten, die das primitive und xeromorph gebaute, den paläozoischen Pflanzen überhaupt eigene Blatt charakterisieren. Die schwache assimilatorische Tätigkeit, die wie immer von der Intensität der Wasserzirkulation bedingt wird, hat auch in diesem Falle eine ziemlich langsame Akumulation der Reservestoffe zur Folge. Das ersieht man aus der schwachen Entwicklung der Reservestoffgewebe, die auch bei diesen Pflanzen nur aus einreihigen Mark- oder Holzstrahlen bestehen. Eben diese Eigentümlichlichkeiten deuten daraufhin, daß auch die *Cordaitales*, ähnlich den übrigen *Gymnospermae*, Pflanzen mit einer relativ langsamen Zunahme der vegetativen Masse und mit einem langsamen Wachstum waren.

Mit der Entwicklung der *Cordaitales* und hauptsächlich der *Coniferales*, die später, nämlich während des Mesozoikums, ihren Höhepunkt erreichte, erwarb die paläozoische Flora als wichtigeren Fortschritt die Stabilisierung der Baumform, wie sie sich unverändert bei sämtlichen höheren Samenpflanzen erhalten hat.

Das Auftreten der eustelischen Struktur, die die uneingeschränkte Zunahme der Holzmasse durch das sekundäre Wachstum erlaubt, ist also der Ausgangspunkt der weiteren Entwicklung der gegenwärtigen Vegetation. Immerhin besitzen die paläozoischen *Cordaitales* und *Coniferales* ein Xylem, das sich durch einige anatomische Merkmale, aber auch durch seine Struktur von den mesozoischen und gegenwärtigen *Coniferae* wesentlich unterscheidet. Sehen wir nun von der Behandlung aller der Eigentümlichkeiten ab, die mit der anatomischen Beschaffenheit des Xylems und der Leitungselemente selbst im Zusammenhang stehen und durch die sich die paläozoischen *Coniferales* von den gegenwärtigen Vertretern dieser Gruppe wesentlich

unterscheiden, und gehen wir näher auf eine äußere morphologische Eigentümlichkeit ein, durch die das Xylem aller paläozoischen Bäume von dem der gegenwärtigen Baumarten abweicht und die anscheinend im engsten Zusammenhang mit den äußeren Bedingungen steht. Es handelt sich um die sogenannten Jahresringe, die allen Bäumen unserer Zeit eigen sind, die Länder bewohnen mit einer mehr oder weniger zum Ausdruck kommenden klimatischen Periodizität.

Abgesehen von einigen *Pteridospermae* und *Cordaitales* des Karbons und z. T. des Devons, die in der Phytopalaeontologie mit der Bezeichnung *Dadoxylon* belegt werden, aber auch von einigen Arten der *Glossopteris*-Flora[1]), die während der Karbonzeit auf der südlichen Halbkugel existierte, sind bisher andere Fälle fossiler Hölzer aus den paläozoischen Schichten nicht bekannt, bei denen eine zonale Differenzierung der Jahresringe vorhanden wäre; letztere treten in ihrer typischen Form erst bei den mesozoischen Holzarten auf.

Nach Unger und Gothan[2]) sind fast alle Forscher der Gegenwart geneigt anzunehmen, daß das Fehlen von Jahresringen bei den Bäumen des Paläozoikums und der unteren Trias ein Hinweis darauf ist, daß während der geologischen Zeit auf dem ganzen Erdball ein gleichmäßiges Klima geherrscht haben soll, ähnlich dem der tropischen Gebiete. Hier weisen auch jetzt die Holzgewächse nur schwach entwickelte oder gar keine Jahresringe auf, wobei das Auftreten der Jahresringe bei den Holzpflanzen späterer geologischer Epochen auf die allmähliche Abkühlung des Klimas und auf das Auftreten verschiedener Klimagebiete zurückgeführt wird. Gegen diese Annahme spricht jedoch eine ganze Reihe von Tatsachen astronomischen und geomorphologischen Charakters, z. B. die ungleichmäßige Lage der verschiedenen Erdteile zur Sonnenerwärmung und die sehr ungleichmäßige Verteilung des Festlandes und der Wasserbecken, die auf die Existenz klimatischer Gebiete und klimatischer Zonen während aller Zeiten der geologischen Geschichte entschieden hinweisen. Wenn wir uns daher erlauben, die ebenso verbreitete wie irrige Annahme, daß das Auftreten der Struktureigenschaften der Pflanzen auf den Einfluß des Standortes zurückzuführen sei, durch die Auffassung zu ersetzen, daß die Struktureigentümlichkeiten einer Pflanzenform eben die Faktoren sind, die die Möglichkeiten des Ertragens bestimmter Standortseigentümlichkeiten bedingen, so können wir uns aus den bisherigen Betrachtungen über die paläozoische Land-Flora davon überzeugen, daß vom strukturphysiologischen Standpunkt letztere einen sehr primitiven Typ darstellt, der nur bei solchen äußeren Bedingungen existenzfähig ist, die sich von denen der primitivsten Standortsbedingungen wenig unterscheiden. Diese Bedingungen, die eine Kombination der hohen und konstanten Luftfeuchtigkeit mit der gemäßigten, aber auch sehr konstanten Temperatur darstellen, sind wie vorher gesagt, nur in den Gebieten mit kaltem Meeresklima realisiert. Es scheint, daß

---

[1]) Zimmermann (1930), p. 355—356.

[2]) D. F. Unger: Über den Grund der Bildung der Jahreslagen dikotyler Holzpflanzen, — Bot. Zeitung (1897), W. Gothan: Die Jahresringe bei den Araucaritenstämmen in Beziehung auf ihr geologisches Alter. — Naturw. Wochenschr. Bd. 19 (N. F. Bd. 3) 1904, p. 916—917.

dieses Klima das günstigste Medium für das Gedeihen der paläozoischen Vegetation war, der jegliche Schutzeinrichtungen gegen Dürre fehlten.

Es ist also klar, daß die paläozoische Flora infolge strukturell-physiologischer Ursachen nur eine sehr beschränkte Fähigkeit besaß, die Standortsbedingungen zu wählen und außerhalb der Küsten- und feuchten Gegenden zu bestehen, wo infolge des Fehlens eines ausgesprochenen Jahreszeitwechsels keine Rede von der Existenz einiger struktureller Erscheinungen sein kann. Infolgedessen kann man die paläozoische Flora in bezug auf die Standortbedingungen mit der gegenwärtigen hygrophytischen Vegetation völlig identifizieren, die sich durch eine schwache Entwicklung der Jahresringe oder ihr völliges Fehlen kennzeichnet[1].

Die Klärung der Frage nach dem Grunde des Fehlens der Jahresringe bei den paläozoischen Bäumen sollte man ausschließlich unter Berücksichtigung der struktur-physiologischen Entwicklung der Pflanzenform vornehmen, indem man vor allem die Elemente anatomischen Charakters feststellt, deren Auftreten sowohl die zonale Differenzierung des Holzes als auch das Hervortreten der rhytmischen Entwicklung der Pflanzen gefördert hat. Diese rhytmische Entwicklung ist bekanntlich den Pflanzen eigen, die unter den Bedingungen einer mehr oder weniger ausgesprochenen klimatischen Periodizität leben.

Die jährliche Zunahme des Holzes ist ein Ergebnis der Kambiumtätigkeit; die strukturelle Differenzierung des Jahresringes resultiert jedoch aus dem Charakter der Kambiumtätigkeit im Laufe der ganzen Vegetationsperiode. Neben den vielen inneren und äußeren Faktoren, die die Tätigkeit des Kambiumgewebes beeinflussen besitzen einen besonderen Wert anscheinend einige Eigentümlichkeiten der anatomischen Beschaffenheit der Leitungselemente und des Xylems als Ganzes, die allmählich im Laufe der ökologischen Entwicklung erworben wurden und die parallel mit der Differenzierung des Jahresringes oder gar früher aufgetreten sind. Dazu gehört vor allen Dingen die Entwicklung der Kommunikationsporen, bezw. der Hoftüpfel auf den tangentialen Wänden der Wasserleitungen und außerdem das Auftreten der Reservenelemente des Xylems, zunächst in der Form des sog. terminalen Parenchyms.

Die Existenz von Hoftüpfeln auf den tangentialen Wänden der Tracheiden wurde zuerst bei der devonischen Art Palaeopitys Mülleri beobachtet[2]; wenn wir jedoch von diesem isolierten Objekt absehen, müssen wir mit Jeffrey[3] annehmen, daß solche Gebilde erst bei den *Gymnospermae* auftreten, die gegen die Mitte und das Ende des Mesozoikums vorkamen. Nach Straßburger sind die tangentialen Kommunikationsgebilde an den Wasserleitungen als Mittel anzusehen zur schnelleren und reichlicheren Wasserversorgung des Kambiumgewebes bei Beginn der Vegetationsjahreszeit, d. h. im Zeitpunkte des Erwachens und der Erneuerung der Kambiumtätigkeit. Man kann daher

[1]) E. Antews: Die Jahresringe der Holzgewächse und die Bedeutung derselben als klimatischer Faktor. — Prog. Rei Botanicae Bd. V (1917), p. 363.

[2]) R. Kidston and W. H. Lang: On *Palaeopitys Mülleri*. — Trans. Roy. Soc. of Edinb. 53, II (1923).

[3]) Jeffrey: The Anatomy of woody Plants (1926), p. 424.

auf einen Zusammenhang schließen zwischen der Entwicklung der weiten und dünnwandigen Frühjahrstracheiden und der reichlichen Wasserversorgung des Kambiumgewebes, die in hohem Maße von den an den tangentialen Wänden der Wasserleitungen liegenden Hoftüpfeln aufrechterhalten wird.

Der auf diese Weise erläuterte Zusammenhang zwischen der Differenzierung des Jahresringes und der Entwicklung der tangentialen Hoftüpfel gilt in gleichem Grade auch für die Entwicklung des Holzparenchyms, von dem Jeffrey (loc. cit., pas 41) annimmt, daß es zum ersten Mal in der Form von terminalem Parenchym am Ende des Jahresringes auftritt, und zwar nur bei den Arten, deren Holz eine mehr oder weniger ausgesprochene zonale Differenzierung aufweist. Die bisher bekannten Daten der Phytopaläontologie deuten daraufhin, daß das Holzparenchym nicht nur dem sekundären Holze sämtlicher baumartigen *Pteridophyta* fehlte, die im Paläozoikum existierten, sondern auch bei den niederen und primitiveren *Gymnospermae* der Gruppen der *Pteridospermae* und *Cordaitales*, und nach den Untersuchungen von Gothan und Holden wird das Vorhandensein von Reserveelementen von der Art des Holzparenchyms zum ersten Mal bei den fossilen Pflanzen beobachtet, die während der Jurazeit existiert haben. Der Zusammenhang zwischen dem Aufspeichern von Reservestoffen in unmittelbarer Nähe des Kambiumgewebes mit der Intensivierung seiner Tätigkeit zu Beginn der Vegetationsperiode ist nicht weniger offensichtlich als die physiologische Bedeutung, die den tangentialen Hoftüpfeln der Wasserleitungen zukommt.

Unter Berücksichtigung des Umstandes, daß niemals und nirgends ein idealgleichmäßiges Klima auf dem Festlande möglich gewesen sein dürfte, am wenigsten aber in den kälteren Regionen, wo die paläozoische Vegetation entstanden ist, und unter Beachtung der Tatsache, daß die struktur-physiologischen Unterschiede der Xylem-Zonen, die im Laufe einer Vegetationsperiode zutage treten, vor allen Dingen ein Ergebnis der jährlichen Witterungs-Schwankungen sind, kommt man zu der Annahme, daß die zonale Differenzierung des Holzes, die im geringen Grade sogar bei manchen Vertretern der devonischen Flora zum Ausdruck kommt, eine Eigentümlichkeit darstellt, die sich aus dem Einfluß der Außenwelt herleiten läßt. Es unterliegt jedoch keinem Zweifel, daß die Stabilisierung dieser Eigentümlichkeit während der späteren geologischen Perioden, wie erwähnt, im Zusammenhang steht mit dem Auftreten der tangentialen Hoftüpfel und des Holz-, bezw. des terminalen Parenchyms. Im Zusammenhange gerade mit diesen struktur-physiologischen Eigenschaften des Xylems kann man ohne weiteres erklären, weshalb erst während des Mesozoikums Arten auftreten, deren Holz deutlich ausgebildete Jahresringe aufweist. Das Auftreten der anatomischen Eigentümlichkeiten, die im Zusammenhange mit der zonalen Differenzierung des Holzes stehen, ist von nicht untergeordneter Bedeutung auch für die Schaffung eines mit dem schnellen Wachstum des Stengelsystems zu Beginn der Vegetationszeit verbundenen vegetativen Rhytmus. Diese den meisten gegenwärtigen Holzarten eigene Entwicklungsweise war anscheinend unmöglich bei

einer schwächer hervortretenden Kambiumtätigkeit und bei einer schwächeren Ernährung der wachsenden Organe.

Alle diese untereinander verbundenen Eigentümlichkeiten struktureller und physiologischer Natur, die von den höheren Pflanzengruppen allmählich erworben wurden, haben die Möglichkeiten des Auftretens von ruhenden Knospen und periodischem Blattfall in bedeutendem Maße unterstützt; diese Möglichkeiten sind z. T. bei den *Gymnospermae*, aber typisch neu bei den *Dicotylodonen* verwirklicht.

Als den größten Fortschritt der Landvegetation, der mit dem Aufreten von *Coniferales* erreicht wurde, sollte man, wie schon erwähnt, die zonale Differenzierung des Holzes ansehen, die ihrem Wesen nach auch den ersten wesentlichen Zeitpunkt darstellt bei der Differenzierung der Tracheiden in bezug auf ihre Funktion und bei der Umwandlung eines Teiles dieser ursprünglich wasserleitenden Elemente in solche, die hauptsächlich oder ausschließlich mechanische Funktion besorgen. Auf diese Weise kommt nach einem einfachen, aber wirksamen Plane eine mechanische Stabilität zustande, die die uneingeschränkte Zunahme der vegetativen Masse erlaubt. Das für die Erhaltung einer wirksamen Korrelation zwischen der Stabilität der vegetativen Masse und der Struktur des Pflanzenkörpers notwendige mechanische Prinzip scheint gerade bei der *Coniferales* in einer idealen Weise angewandt zu sein. Ja, man kann sagen, daß die Entwicklung des mechanischen Elementes des Holzes gerade bei den *Coniferales* ihren Höhepunkt erlangt, weshalb es nicht verwundern darf, daß zu dieser Gruppe, wie es ja auch in Wirklichkeit ist, die Riesen des Pflanzenreichs zählen.

Vom Standpunkt der mechanischen Festigkeit und der Stabilität besitzt das Holz der *Coniferae* die idealste Struktur, die dem inneren Bau des Pflanzenkörpers überhaupt entspricht und die die Pflanzenform mit dem Auftreten gerade dieser Gruppe erworben hat. In bezug auf die Leistungsfunktion aber kann man in der Beschaffenheit des Holzes der Coniferen kaum einen Fortschritt erblicken im Vergleich zu dem der *Pteridophyta* und der niederen *Gymnospermae*. Dies gilt nicht nur für die paläozoischen und mesozoischen *Coniferales*, sondern auch für die gegenwärtigen Vertreter dieser Gruppe, was darauf hindeutet, daß in bezug auf die Leitungsfunktion das Holz dieser Pflanzen sich zur Zeit auf der gleichen Entwicklungsstufe befindet, auf der es auch im Paläozoikum gestanden hat. Eine Bestätigung dafür finden wir in den struktur-physiologischen Eigentümlichkeiten der Blattorgane. Ohne die engere Verbindung mit dem Stengel und einige anatomischen Eigenschaften des letzteren eingebüßt zu haben, weisen die Blätter der *Coniferen* ihrer äußeren Morphologie und Struktur nach dieselbe Primitivität auf, die überhaupt die Blätter der paläozoischen Pflanzen kenzeichnet[1]).

Diese Primitivität kommt zum Ausdruck in der geringen Größe der Blattfläche und der Textur des Blattes, bei der Anordnung der Spaltöffnungen und bei der starken Kutikula, aber auch bei der schwach entwickelten Nervatur und führt im ganzen zur Ausbildung des sog. xeromorphen Blattes. Dieser Blatttyp stellt, wie gesagt, nicht nur

---

[1]) Zimmermann, loc. cit., p. 307.

bei den *Coniferales*, sondern auch bei allen übrigen niederen oder höheren Pflanzengruppen vom Standpunkt der Architektonik eine Erscheinung primären Charakters dar, die mit den struktur-physiologischen Eigentümlichkeiten des Leitungsgewebes in direktem Zusammenhange steht[1]).

Es wurde bereits daraufhingewiesen, daß die Geschwindigkeit, mit der die Wasserzirkulation, bezw. der Wasserverbrauch vor sich geht, die Assimilationstätigkeit und die Geschwindigkeit der Aufspeicherung von Reservestoffen direkt beeinflußt, weshalb sie also auch auf die Zunahme der vegetativen Masse einen Einfluß ausübt. Es darf daher nicht verwundern, daß die *Coniferales*, die ein wenig vervollkommnetes und aus Tracheiden zusammengesetztes Wasserleitungssystem besitzen, sich im großen und ganzen durch einen relativ geringen Jahreszuwachs kennzeichnen und auch durch ein ziemlich langsames Wachstum.

Wenn man schließlich an die Behauptung denkt, die schon früher geäußert wurde, nämlich daß die struktur-physiologischen Eigentümlichkeiten der Pflanze die Elemente sind, die ihre Beziehung zu den verschiedenen Standortsverhältnissen bestimmen, so kann man sich leicht davon überzeugen, daß für die *Coniferales* die Möglichkeiten der Auswahl des Standortes sehr beschränkt sind, wie auch die Möglichkeiten des Vorkommens dieser Pflanzengruppe sich von den hygrophytischen Standortsbedingungen bedeutend entfernen. Auch hier wie in anderen ähnlichen Fällen ist die sehr geringe Leitungskapazität des Holzes stets ein großes Hindernis für das Gleichgewicht des Wasserhaushaltes bei einer intensiveren Wasserausscheidung[2]).

Indem wir bisher die für die ersten Schritte der ökologischen Entwicklung der Landvegetation charakteristischen Eigentümlichkeiten während des Paläozoikums hervorgehoben haben, sehen wir, daß vom ökologischen Standpunkte diese Vegetation als eine typisch hygrophyte aufgefaßt werden muß. Die struktur-physiologischen Eigenschaften aller aus diesem Zeitalter der Erdgeschichte gefundenen Pflanzen bestätigen entschieden diese Behauptung.

In der Tat vermuten viele Forscher, daß in ihren klimatischen Anforderungen die paläozoische Flora einen völlig tropischen Charakter gehabt haben müsse. Bei einem Vergleiche der Eigentümlichkeiten der paläozoischen Pflanzenarten mit denen der gegenwärtigen Vegetation der tropischen Gebiete kann man allerdings eine Reihe wichtiger Unterschiede sowohl morphologischer als auch struktureller Natur feststellen, die auf das Vorhandensein von Unterschieden auch ökologischen Charakters schließen lassen. Hier könnte man z. B. erwähnen, daß die jetzige Flora der tropischen Regenwälder in den meisten Fällen aus stark umgewandelten Pflanzengruppen besteht, deren Blattorgane und strukturelle Eigentümlichkeiten des Xylems an eine sehr intensive Wasserzirkulation und an eine intensive Vegetationstätigkeit angepaßt sind. Die paläozoische Flora besitzt dagegen alle die strukturellen und morphologischen Merkmale, die im allgemeinen xero-

---

[1]) P. Groom: Remarks on the Ecology of Coniferae. — Ann. of Botany Vol. XXW (1910), p. 241—269.

[2]) B. Stefanoff u. J. Stoitschckoff: Über den Wasserhaushalt der Holzpflanzen. — Journ. of Ecology vol. XX, 1 (1932).

morph beschaffene Pflanzen kennzeichnen, wie sie hauptsächlich den Erdteilen mit gemäßigterem und sogar kaltem, aber typisch feuchtem Klima eigen sind. Vorwiegend unter solchen Existenzbedingungen finden wir gewöhnlich die relikten Pflanzen, die mit paläozoischen Typen mehr oder weniger verwandt sind. Schlüsse im selben Sinne kann man auch auf Grund der Verbreitung ziehen, die die an der Bildung der Pflanzendecke der Erde seit dem Paläozoikum und bis zur Gegenwart teilnehmenden *Gymnospermae* aufweisen. Abgesehen von einigen sekundär umgewandelten Gruppen können alle übrigen Gymnospermen kaum als tropische Pflanzen angesehen werden, da ihre Verbreitung, die hauptsächlich von der größeren und konstant erhaltenen Feuchtigkeit der Luft abhängt, vorwiegend in den Gebieten liegt, die sich durch ein gemäßigtes oder sogar kaltes Klima auszeichnen[1]).

3. Die Flora des unteren Mesozoikums.

Die Trias- und Jurafloren, die wir zusammen als untere mesozoische Flora bezeichnen könnten, sind vom ökologischen und vom strukturphysiologischen Standpunkt relativ wenig interessant, da während der genannten geologischen Periode kaum solche Gruppen entdeckt werden könnten, die einen größeren Fortschritt verzeichnen als den, der gegen Ende des Paläozoikums erreicht wurde. Die allmähliche und immer stärkere Entwicklung der *Gymnospermae* und hauptsächlich der *Cycadophyta*, *Ginkgoales* und *Coniferales* einerseits und das schnelle Verschwinden der paläozoischen *Pteridophyta*, *Pteridospermae* und *Cordaitales* oder ihre Umwandlung zu höheren Pflanzentypen andererseits stellt die wichtigste Erscheinung in der Entwicklung der Pflanzenwelt zur Trias- und Jurazeit dar. Bereits seit Ende des Paläozoikums (Zechstein) beginnen die bisher schwach entwickelten *Gymnospermae* ihre Übermacht unter den Vertretern der Landvegetation zu entfalten, um im Laufe des ganzen Mesozoikums die wichtigste Rolle bei der Ausbildung der Pflanzendecke zu spielen. Die bis in die Gegenwart zahlreich erhaltenen *Gymnospermae* und insbesondere die *Coniferales* lassen sich sehr leicht und erschöpfend ökologisch deuten, nämlich auf Grund der äußerst großen strukturellen und morphologischen Ähnlichkeit, die zwischen den rezenten und fossilen Formen besteht. Infolgedessen kann man lediglich unter Zugrundelegung der gegenwärtigen *Coniferales* ohne weiteres darauf hinweisen, daß auch die mesozoischen Vertreter dieser Gruppe, die den wesentlichsten Teil der mesozoischen Flora umfassen, eine Verbreitung aufwiesen, die mit den feuchten ursprünglichen Standortsbedingungen eng verknüpft war. Das Gesagte gilt in noch stärkerem Grade auch für eine andere Pflanzengruppe, nämlich für die *Filicales leptosporangiatae*, die vielleicht in kleineren Mengen bereits während des Paläozoikums existiert haben. Diese Farne, die das letzte Entwicklungsstadium der *Pteridophyta* darstellen, entwickeln sich schon stark zum Beginn des Mesozoikums, indem sie allmählich ihre unmittelbarsten Vorgänger ersetzen, zu denen zweifelsohne die Farne der Gruppe der *Filicales eusporangiatae* gehören. Sowohl

---

[1]) Nach M. J. Golenkin.

die *Gymnospermae* als auch die äußerlich manchen rezenten tropischen Farnen (z. B. *Gleicheniaceae, Matoniaceae, Schizaeaceae*) ähnlichen mesozoischen *Filicales leptosporangiatae* weisen fast immer die der paläozoischen Vegetation und den primitiven Hygrophyten überhaupt eigene xeromorphe Organisation auf.

Außer der zonalen Differenzierung des Holzes und dem damit verbundenen Vorhandensein einiger Eigentümlichkeiten anatomischer Natur, die schon früher von mir hervorgehoben wurden, steht im Zusammenhange mit der Entwicklung der gymnospermen Bäume und insbesondere mit der der *Coniferales* wahrscheinlich auch die Entstehung einiger Eigentümlichkeiten morphologichen Charakters, deren Fortentwicklung am engsten verbunden ist mit der weiteren ökologischen Entwicklung der Baumvegetation bei ihrem Übergange zu äußerst ungünstigen äußeren Bedingungen. Es scheint, daß sich hier z. B. zum ersten Mal die ruhenden Knospen differenzierten, die einem großen Teil der in Gebieten mit klimatischer Periodizität lebenden Pflanzen eigen sind.

Man muß jedoch bedenken, daß von allen gegenwärtigen Coniferen-Gruppen die Existenz während der Trias- und Jurazeit nur für die *Araucariaceae, Taxodiaceae* und z. T. auch *Cupressaceae*[1]) phytopaläontologisch bewiesen ist, wo die ruhenden Knospen in den meisten Fällen nur eine mehr oder weniger zum Ausdruck kommende Modifikation verkürzter Zweige darstellen, ohne die morphologischen Merkmale eines typischen Gebildes dieser Art aufzuweisen, wie wir sie z. B. bei den *Pinaceae* und einigen *Taxaceae* kennen. Man könnte daher annehmen, daß die Bäume, die zur Trias- und Jurazeit lebten, erst das Anfangsstadium der Differenzierung dieser Knospen hinter sich hatten.

Eine andere mit der ökologischen Evolution der Landvegetation verknüpfte Frage, die sich mit Hilfe der Tatsachen der Phytopaläontologie nicht lösen läßt, ist die der Annahme ausdauernder Blattorgane der Holzarten, die während der früheren geologischen Periode vorhanden waren. Trotz der vielseitigen Behandlung des Blattabfallproblems und der periodischen Entwicklung der Blattorgane und trotzdem man vielfach vermutet, daß diese in den Regionen mit stärkerer oder schwächerer klimatischer Periodizität am typischsten hervortretende Erscheinung ausschließlich oder fast ausschließlich durch die äußeren Bedingungen zu erklären ist, muß man zugeben, daß die beschränkte Blattdauer vor allem auf die fehlende Möglichkeit zurückzuführen ist, ihr Gewebe zu erneuern, die dann ihr schnelleres oder langsameres funktionelles Altern zur Folge hat.

Abgesehen von einigen Farnen und von dem besonderen Fall der Blätter von *Welwitschia mirabilis* werden die Blätter aller übrigen Pflanzen mit ausdauerndem oberirdischen Stengel nach einer gewissen Tätigkeitsperiode allmählich oder auf einmal beseitigt und durch neue Blätter ersetzt. Das Auftreten der letzteren geschieht in verschiedener Weise und nach verschiedenen Zeitabschnitten. Diese Erscheinung besitzt einen allgemeinen Charakter und äußert sich sowohl bei der Vegetation der gemäßigten Länder als auch bei der tropischer Gebiete[2]),

---

[1]) Seward (1931), p. 364–365.
[2]) G. Volkens: Laubfall und Lauberneuerung in den Tropen. Berlin (1912).

wo die relativ schwächere Entwicklung der Krone und die beschränktere Zahl der Blätter, die meistens an den höchsten Enden der Verzweigungen gruppiert zusammenstehen[1]), darauf hindeutet, daß die Blätter dieser Pflanzen die ihnen eigene physiologische Funktion sehr energisch vollziehen, weshalb sie schnell abgenutzt und bald ersetzt werden müssen. Wenn man also bedenkt, daß die Ausdauer der Blattorgane ausschließlich abhängt von der Intensität ihrer physiologischen Tätigkeit und von der Schnelligkeit, mit der ihr funktionelles Altern eintritt[2]), das wahrscheinlich die Funktion des stomatären Apparats, das Leitungssystem und andere Gewebe beeinflußt, oder aber sich in dem Anhäufen von Abfallsekreten[3]) und in der Veränderung des kolloidalen Zustandes des Protoplasmas äußert[4]), kann man zu der Schlußfolgerung gelangen, daß die größte Ausdauer die Blätter der Pflanzen besitzen dürften, die dem feuchtesten Klima eigen sind, wo infolge der langsamen Transpiration und Assimilation diese Organe bedeutend langsamer abgenutzt werden. Im Zusammenhang damit kann man behaupten, daß sowohl die paläozoische als auch die mesozoische Flora, die ausschließlich oder fast ausschließlich aus xeromorph beschaffenen, an hygrophytische Standortsbedingungen eng gebundenen Arten zusammengesetzt sind, der sogenannten immergrünen Vegetation angehört haben, zu der auch die rezente Vegetation in allen den Gebieten gehört, die unabhängig von der geographischen Breite und von den Temperaturverhältnissen ein mehr oder weniger ausgesprochenes ozeanes Klima aufweisen.

IV. Die Kreideflora.

Die einen bedeutenden Abschnitt der geologischen Geschichte darstellende Kreidezeit kennzeichnet sich durch einen wesentlichen Fortschritt der *Filicales leptosporangiatae* und der *Gymnospermae*, aber auch durch das Auftreten, bezw. durch die Fortentwicklung der *Angiospermae*. Je nach der Beteiligung der letzteren an der Ausbildung der Pflanzendecke kann man sehr wesentliche Unterschiede zwischen der unteren und oberen Kreide beobachten. Die Zusammensetzung der Flora der unteren Kreide ist, wie auch die der Trias- und Jurazeit hauptsächlich von *Filicales leptosporangiatae* und *Gymnospermae (Cycadophyta, Ginkgoales* und *Coniferales)* abhängig, wobei unter den letzteren die gegenwärtigen Gruppen der *Araucariaceae, Taxodiaceae, Cupressaceae, Pinaceae* und wahrscheinlich auch die *Taxaceae* endgültig abgesondert waren; während der Kreidezeit zeigten sie in der Mannigfaltigkeit der Arten und Gattungen einen viel größeren Reichtum als in heutiger Zeit (Seward, loc. cit 1931, p. 379). Nach einer längeren Ruheperiode hat jedoch hier die Entwicklung der Landflora einen wesentlichen Fortschritt zu verzeichnen, nämlich mit dem Auftreten der *Angiospermae*.

[1]) G. Haberlandt: Eine botanische Tropenreise. — 2. Aufl. Leipzig (1910), p. 97—98.

[2]) H. Dingler: Beitrag zur Kenntnis des Lebens der sommergrünen Laubblätter. — Mitl. d. d. dendr. Gesellsch., No. 32 (1922), p. 98.

[3]) K. Suessenguth: Über physiologisches Altern und stammesgeschichtliches Alter bei Bäumen. — Mitt. d. d. dendr. Gesellsch., Nr. 44, (1932), p. 263.

[4]) A. J. Smirnow, in Planta (1928), p. 687—766.

Die Entdeckung von Fruchtgebilden, wie sie den Angiospermen eigen sind, bei manchen Vertretern der während der Trias- und Jurazeit weit verbreiteten Gattung *Sagenopteris (Pteridospermae)*, die kürzlich als *Caytoniales*[1]) benannt und umschrieben wurden, kann bereits als wichtiger Beweis gelten sowohl für den genetischen Zusammenhang zwischen den *Pteridospermae* und den *Angiospermae* als auch für das ursprüngliche Auftreten des Angiospermen-Typs lange vor Beginn der Kreidezeit. Zu denselben Schlüssen kommt man auch auf Grund der früher in den Juraschichten von Stonefield in England gefundenen runden Blätter, die eine sehr große Ähnlichkeit mit den Blättern einiger angiospermer Pflanzen aufweisen. Sie wurden von Seward mit der Sammelbezeichnung *Phyllites* belegt[2]); es war jedoch unmöglich die näheren Beziehungen dieser Fossilien zu den gegenwärtigen Vertretern der *Angiospermae* festzustellen. Sichere Beziehungen bestehen aber zwischen den letzteren und einem bedeutenden Teil der Angiospermen der unteren Kreide, die mehr oder weniger mit den gegenwärtigen *Fagaceae, Moraceae, Menispermaceae, Lauraceae, Magnoliaceae, Platanaceae Leguminosae* u. a. verwandt sind[3]).

Trotz dieser Funde läßt sich auf Grund der im Wealden-See erhaltenen Fossilien schließen, daß die Landvegetation während der ersten Kreidehälfte hauptsächlich aus Farnen und Gymnospermen zusammengesetzt war, und zwar hauptsächlich aus solchen Gattungen, die mit den heute lebenden Typen weder identifiziert noch in verwandschaftliche Beziehungen gebracht werden können[4]).

Gerade das Gegenteil wird hinsichtlich der systematischen Zusammensetzung der Flora der oberen Kreidezeit beobachtet, einer Zeit, zu der die *Angiospermae* bereits den Entwicklungsstand und die Beteiligung an der Pflanzendecke erreichen, die sie bis in die Gegenwart gewahrt haben[5]). Die zahlenmäßigen Verhältnisse der oberen Kreideflora im atlantischen Nordamerika gestalten sich etwa folgendermaßen:

Filicales: 6 Arten (I), 6 Arten (II)
Coniferales: 4 Arten (I), 9 Arten (II)
Monocodyledoneae: 4 Arten (I), 6 Arten (II)
Dicotyledoneae: 150 Arten (I), 113 Arten (II),

Außerdem gehört der größere Teil der Arten der letzten 2 Gruppen *Monocotyledoneae* und *Dicotyledoneae* hauptsächlich zu gegenwärtigen, sehr weit verbreiteten Gattungen. Eine ähnlich weite Verbreitung wiesen auch fast alle angiospermen Typen aus der oberen

[1]) H. H. Thomas: The *Caytoniales*, a new group of angiospermous Plants from jurassic Rocks of Yorkshire. — Philos. Trans. R. Soc., B. 213 (1925), p. 299—363, pl. 11—15.

T. M. Harris: A new Member of the *Caytoniales*. — The New Phytologist vol. XXXII (1933), p. 97—113, pl. IV—V.

[2]) A. C. Seward: The jurassic Flora. 2. The Liassic and Oolithic Flora of England. — Publ. of the Britisch Museum. Nat. Hist. Dept. (1904), p. 152; pl. XI.

[3]) Seward, (1931), p. 397—400, 403—406.

[4]) Seward: The cretaceons plant-bearing Rocks of western Greenland. — Philos. Trans. Roy. Soc. B. 215 (1926).

[5]) E. W. Berry: (I) Upper Cretaceous Floras of the eastern states Region etc. — U. S. geol. Survey. Profess. Paper 112 (1919), p. 8. — (II) The Flora of the Rifley Formation. — U. S. geolog. Survey. Profess. Paper, no. 136 (1925), p. 7—12.

Kreide auf (Berry: The upper Cretaceous Flora of the World — Maryland geol. Survey, Upper Cretaceous (1916) p. 183—313.

Was über die Angiospermen gesagt wurde, gilt nicht nur für ihre systematische Gliederung sondern auch für alle Eigentümlichkeiten strukturell-physiologischen Charakters, die die gegenwärtigen Vertreter dieser Gruppen kennzeichnen. Gewisse Merkmale morphologischer Natur berechtigen jedoch zur Annahme, daß trotz des bedeutenden Fortschrittes in der Ausbildung der inneren Struktur die Angiospermen der Kreidezeit in bezug auf ihre ökologische Entwicklung etwa den Zustand bewahrt haben, den die meisten niederen Pflanzengruppen aufwiesen.

Die erste Eigentümlichkeit, die in diesem Fall berücksichtigt werden muß, ist der bereits von Berry hervorgehobene Umstand, daß die meisten Kreidepflanzen lederartige Blätter besessen haben[1]). Wenn man diese Eigentümlichkeit mit gewissen anderen dem immergrünen lederartigen Blatte eigenen Merkmalen und mit der schwächeren Entwicklung der Nervatur in Zusammenhang bringt, so weist dies auf eine ziemlich bedeutende ökologische Ähnlichkeit hin zwischen den *Angiospermae* der Kreide und den xeromorph beschaffenen *Gymnospermae*.

Die zweite Eigentümlichkeit, die von wesentlicher ökologischer Bedeutung ist und von der die Blattstruktur in hohem Maße abhängt, ist die Größe der offenen Leitungsgefäße, die dem Xylem dieser Pflanzen eigen sind. Die Untersuchungen von Stopes über die Anatomie des Holzes einiger Vertreter aus der unteren Kreide haben tatsächlich gezeigt, daß, obwohl diese Pflanzen in ihrer anatomischen Struktur ebenso modern wie die gegenwärtigen *Angiospermae* sind, doch ihr Xylem in den meisten Fällen sehr homogen und aus Gefäßen von relativ geringer Weite zusammengesetzt war[2]). Es ist aber bekannt, daß die Gefäßweite von sehr großer Bedeutung für die Geschwindigkeit der Wasserleitung ist[3]). Bekannt ist auch, daß der größte Teil der immergrünen Bäume Leitbündel von geringer Weite und beschränkter Leitungskapazität besitzt[4]). Andererseits wurde mehrfach hervorgehoben, daß, je beschränkter die Leitungskapazität des Xylems, desto größer die Abhängigkeit der Pflanzenform vom hygrophyten Standort ist[5]). Sowohl in bezug auf alle gegenwärtigen und fossilen Pflanzen mit immergrünen Blättern und xeromorpher Struktur als auch in bezug auf die Angiospermen der Kreide muß also die Existenz eines engen Zusammenhanges vermutet werden zwischen der Verbreitung der diesbezüglichen Pflanzenformen und dem feuchten Klima. Die Angiospermen der Kreide waren also, ähnlich den niederen Pflanzengruppen der gleichen Zeit, wenn nicht ausschließlich, so doch mindestens zum

[1]) E. W. Berry: The Upper Cretaceous and Eocene Flora of South Carolina and Georgia. — U. S. Geol. Survey, Prof. Paper 84 (1914), p. 67.

[2]) M. C. Stopes: Petrifications of the earliest european Angiosperms. — Philos. Trans. Roy Soc. B. 203 (1913), p. 75; ——: Lower Greensand (Aption) Plants of Britain. — Brit. Mus., Nat. Hist. (1915).

[3]) B. Huber: Die physiologische Leitungsfähigkeit des Wasserleitungs-Systems der Pflanze. — Ber. d. D. Bot. Gesellsch. Bd. 45 (1925), p. 412.

[4]) J. B. Farmier: On the quantitative Differences in the Water-Conductivity of the Woods in Trees und Shrubs. — Proc. Roy. Soc. B. vol. 90, No. 628 (1918), p. 250.

[5]) B. Stefanoff und J. Stoitschkoff: Über den Wasserhaushalt der Holzpflanzen. — Journ. of Ecology vol. XX, 1 (1932).

größten Teile immergrüne und wahrscheinlich langsam wachsende Hygrophyten. Als Belege hierfür kann die beschränkte Weite der Jahresringe der Kreide-Angiospermen und die beschränkte Größe ihrer Mark- oder Holzstrahlen gelten.

Schließlich kann man auch noch hervorheben, daß mit dem Auftreten der *Angiospermae* während der Kreidezeit die Landvegetation nach der Differenzierung der *Filicales leptosporangiatae* und der *Coniferales* die letzten zwei Phasen ihrer ökologischen Entwicklung erreicht hat, die durch die *Dicotyledoneae* und *Monocotyledoneae* gekennzeichnet werden. Indem die Dicotylen die Errungenschaften der Gymnospermen bewahrt haben, nämlich die mechanische Festigung und die unbeschränkte Wachstumsmöglichkeit der vegetativen Masse dieser zwei Gruppen, haben sie außerdem noch durch das Auftreten der offenen Leitungsgefäße und durch die Vervollkommnung der letzteren eine unbeschränkte Möglichkeit erlangt, sich von ihren ursprünglichen Standortsbedingungen zu entfernen. In noch stärkerem Grade wird diese Möglichkeit bei den Monocotylen erreicht durch das Auftreten des stelaren Leitungssystems, das höchst wahrscheinlich aus dem Zerfall eines polyzyklischen Systems hervorgegangen ist. Infolge des wiederholten Einbüßens der Möglichkeit des sekundären Wachstums und der Schaffung der mechanischen Stabilität vollzieht sich hier aber die Entwicklung einer Pflanzenform, die in vielen Beziehungen an die der *Filicales leptosporangiatae* erinnert, in sehr einseitiger Weise, indem sie als Endergebnis die Stabilisierung der extremen Lebenstypen liefert, die ihren Vegetationszyklus mit maximaler Energie innerhalb einer kurzen Periode vollziehen können.

V. Die tertiäre Flora.

In der Entwicklung der Vegetation während der Tertiärzeit lassen sich (wie auch bei der Kreidezeit) zwei Phasen unterscheiden. Im Verlaufe des unteren Tertiärs oder des Palaeogens, das die Eocän- und Oligocänzeit umfaßt, weist das ökologische Wesen der Vegetation dieser Erdperiode im Vergleich zu der der oberen Kreide ganz unbedeutende Fortschritte auf. Dies ersieht man aus der Zusammensetzung der Eocänflora von einem der reichsten Fundorte, nämlich aus der sog. Wilkox-Flora im atlantischen Nordamerika, die bis 543 Arten aufweist[1]), von denen 82,6%[2]) Arten sind mit ganzrandigen, xeromorph beschaffenen Blattorganen, die, wie schon erwähnt, den Bewohnern eines feuchten Klimas eigen sind.

Das Vorhandensein von Kräutern in einigen der primitivsten Angiospermen-Gruppen und das von Kräutern mit xeromorpher Organisation und primitiven systematischen Merkmalen zeigt, zusammen mit einigen phytopaläontologischen Daten, daß die biologische Gliederung der Angiospermen unmittelbar mit dem Auftreten dieser Gruppe

---

[1]) E. W. Berry: Revision of the lower eocene Flora of the Southeastern States. — U. S. Geol. Survey. Prof. Paper 159 (1930), p. 16.

[2]) E. W. Berry: The Lower Eocene Flora of the Southeastern North America, — U. S. Geolog. Survey, Prof. Paper 91 (1916), p. 138.

verbunden war, indem schon während des Paläogens die krautartigen Angiospermen neben den holzartigen an der Bildung der Pflanzendecke hervorragend beteiligt waren.

Die den dikotylen Pflanzen eigene anatomische Struktur des Holzes, das aus offenen Leitungsgefäßen zusammengesetzt ist, und die starke struktur-physiologische Gliederung der anatomischen Elemente deuten auf die Existenz einer äußerst breiten inneren Plastizität hin, die die weitere ökologische Evolution in bedeutendem Maße erleichtert. Daraus resultiert die fast endlose Gliederung, die die gegenwärtige Vegetation kennzeichnet, und die anscheinend mit dem Beginn des oberen Tertiärs eingesetzt hat. Zum Schluß sei nochmals betont, daß die letzte Phase der ökologischen Entwicklung der Landvegetation ausschließlich auf das Auftreten der Angiospermen zurückzuführen ist.

Phytogeographisch und ökologisch bildet die aus der Miocän- und Pliocänperiode zusammengesetzte Flora des Neogens einen Übergang zwischen der unteren Tertiär- und der gegenwärtigen Flora, indem sie der letzteren in vielen Beziehungen näher steht. Die phytogeographische Gleichartigkeit der Vegetation, die sich anscheinend bis zum Ende der Kreidezeit, oder bis zum Beginn des Tertiärs erhalten hat, wird allmählich zerstört durch die ökologische Zerstückelung der Pflanzendecke und durch das Auftreten der gegenwärtigen pflanzengeographischen Gebiete. Eine der ersten Phasen dieser ökologischen Evolution ist das Auftreten der sommergrünen Waldvegetation, die den Gebieten eigen ist, die sich durch eine mehr oder weniger zum Ausdruck kommende klimatische Periodizität kennzeichnen. Das Auftreten und die Entwicklung des Blattabfalles ist sehr eng verbunden mit dem Eintreten einiger wesentlicher Veränderungen in der Struktur und der Biologie der Blattorgane, nämlich mit der stärkeren oder schwächeren Ausbreitung ihrer Oberfläche und mit der stärkeren und komplizierteren Entwicklung der Nervatur, mit der Verdünnung der Kutikula und der Zunahme der Anzahl der Spaltöffnungen, was schließlich zu der Schaffung der sog. mesomorphen Struktur führte. Es liegt nahe, daß das Auftreten des mesomorphen Blattes nicht unabhängig vor sich gegangen ist, sondern parallel mit dem Zustandekommen einiger bedeutender Veränderungen in der Struktur des Holzes, die die schnellere Wasserzirkulation und die schnellere Wasserversorgung der transpirierenden Organe mehr oder weniger fördern. Die sommergrüne Baumvegetation hat auf diese Weise in bedeutendem Maße losgelöst von hygrophyten Standortsbedingungen und von der Notwendigkeit, ihren Wasserhaushalt stets auf einem niedrigen Stande zu halten, sowohl ihren Wasserverbrauch wie auch ihre Assimilationstätigkeit erhöht. Obwohl zwischen der Transpiration und der Assimilationstätigkeit kein direktes Abhängigkeitsverhältnis besteht, kann man der Auffassung beipflichten, daß die Zunahme oder Abnahme dieser beiden Prozesse, die sich unter dem Einfluß der äußeren Faktoren abspielen, stets in einer gewissen Korrelation zu einander stehen. Die weitere Entwicklung der Reservegewebe, die hauptsächlich in Form breiter Markstrahlen erscheinen, ist auch der wichtigste Beweis für das Vorhandensein einer höheren Assimilationstätigkeit der sommergrünen Holzarten und deutet auf einen

intensiveren Wasseraustausch hin; man kann sich stets davon überzeugen, daß das sekundäre Holz der mesomorphen, sommergrünen Baumarten viel mehr Reserveelemente enthält als das der immergrünen, xeromorph beschaffenen Arten. Als eine natürliche Folge der Aufspeicherung von Reservestoffen, deren Menge in den mesomorphen Laubhölzern im allgemeinen bedeutend erhöht ist, erscheint auch eine der wichtigsten biologischen Errungenschaften der Angiospermen, nämlich die Möglichkeit des schnelleren Jahreszuwachses. Diese Errungenschaft erlaubt nun die Verkürzung der Vegetationsperiode und die Stabilisierung der rhythmischen Vegetationstätigkeit. Es wurde bereits darauf hingewiesen, daß der Laubabwurf, der für die Länder mit periodischem Klima charakteristisch ist, und der schnelle Ersatz der Blätter der tropischen Bäume als ein direktes Ergebnis der außerordentlichen Zunahme ihrer physiologischen Tätigkeit und des schnellen Eintretens ihres funktionellen Alterns anzusehen sind.

Die starke Gliederung der *Dicotyledoneae* und das Erscheinen der strukturellen und physiologischen Möglichkeiten, die das Auftreten der krautigen Arten und der *Monocotyledoneae* erlauben, sind gerade die Elemente, die der ökologischen Entwicklung der Landvegetation den ersten Anstoß verleihen, der mit der Ausgliederung der xerophyten Form abgeschlossen wird.

Ihrem Wesen nach stellt die xerophyte Vegetation eine Vereinigung der verschiedenen biologischen Typen dar[1]), indem sie in manchen Fällen eine mehr oder weniger zum Ausdruck kommende Dürreresistenz, in anderen Fällen aber eine Reihe von Vorrichtungen aufweist, die der Wasserversorgung und der Wassererhaltung dienen. Diese ihrer Struktur und ihrer Herkunft nach mannigfaltige Pflanzengruppe wurde wahrscheinlich durch adaptive Selektion zu einem ökologischen Typ vereinigt und, obwohl man vermuten kann, daß die Xerophyten und einige xerophytische Formationen ihren Anfang bereits aus der Kreide- und sogar aus der Jurazeit herleiten[2]), kann man aus der Zusammensetzung dieser Formationen ersehen, daß diese Typen sowohl biologisch wie auch phylogenetisch meist Glieder ganz moderner Gruppen darstellen, die sich erst entwickelt haben, nachdem die *Dicotyledoneae* den nicht nur ihnen, sondern auch sämtlichen übrigen Landpflanzen eigenen primitiven Xeromorphismus überwunden hatten. Dieses Überwinden ist anscheinend erst gegen Ende des Paläogens eingetreten, nämlich während der Oligocänzeit, als wahrscheinlich die ersten sommergrünen Waldbäume auftraten und auch die Landvegetation zum ersten Mal die Möglichkeit erlangte, sekundäre Standorte zu besiedeln. Zu diesen Standorten gehören nicht nur das kontinentale, aride und Wüstenklima, sondern auch alle die klimatischen Gebiete, in denen die Existenz von Pflanzen möglich war, die an die Verhältnisse der intensiven Vegetation angepaßt waren.

---

[1]) O. Stocker: Der Wasserhaushalt ägyptischer Wüsten- und Salzpflanzen vom Standpunkt einer experimentellen und vergleichenden Pflanzengeographie. — Bot. Abhandl., Heft 13 (1928), p. 189.

[2]) A. Engler: Über Herkunft, Alter und Verbreitung extrem xerothermer Pflanzen. — Sitzungsber. der Königl. Preuß. Acad. der Wissensch. XX. (1914), p. 621.

II. Die struktur-physiologischen Eigenschaften des Leitungssystems und der Blätter bei den rezenten Pflanzengruppen.

Der auf den vorigen Seiten entworfene Gang der ökologischen Entwicklung der Landvegetation läßt sich heute noch z. T. verfolgen; seine Spuren könnte man entdecken durch eine Analyse der Eigentümlichkeiten, die die verschiedenen bis heute erhaltenen Pflanzengruppen kennzeichnen, und zwar solcher Eigentümlichkeiten, die die Vegetation der einzelnen pflanzengeographischen Gebiete aufweist. An Hand der Betrachtung der bis in die heutige Zeit erhaltenen Pflanzengruppen läßt sich die phylogenetische Entwicklung der Landvegetation folgendermaßen entwerfen:

1. *Psilotales*,
2. *Lycopodiales*,
3. *Equisetales*,
4. *Filicales eusporangiatae* incl. *Osmundales*,
5. *Filicales leptosporangiatae*,
6. *Hydropterides*,
7. *Cycadophyta*,
8. *Ginkgoales*,
9. *Coniferales*,
10. *Gnetales*,
11. *Dicotyledoneae*,
12. *Monocotyledoneae*.

Die erste Gruppe, die *Psilotales*, deren verwandschaftliche Beziehungen mit den *Psilophytales* des Devons sehr wahrscheinlich erscheinen[1]), enthält nur die Familie der *Psilotaceae*, zu der die beiden Gattungen *Psilotum* (2 Arten) und *Tmesipteris* (5 Arten), oder insgesamt 7 Arten[2]) gehören. Diese Arten sind in den Tropen und hauptsächlich in den außertropischen Gebieten der südlichen Hemisphäre verbreitet, ohne irgendwelche Bedeutung für die Zusammensetzung der Pflanzendecke und ihre Gestalt zu haben. Einen sehr beschränkten Wert in dieser Hinsicht haben auch die Vertreter der Gruppe der *Lycopodiales*. Hierzu gehören als Familien die *Selaginellaceae (Selaginella)*, *Lycopodiaceae (Lycopodium* und *Phylloglossum*) und *Isoëtaceae (Isoëtes)*, die insgesamt 400—500 Arten enthalten. Obwohl diese Gruppen vornehmlich in den tropischen Wäldern verbreitet sind, kommen sie doch auch sonst noch fast auf der ganzen Erde vor. Trotzdem aber können die Vertreter der *Lycopodiales* für die Zusammensetzung der Pflanzendecke nur ausnahmsweise eine größere Bedeutung gewinnen, weil sie meist als zufällige Elemente zu betrachten sind. Dasselbe gilt auch für die Arten von *Equisetum (Equisetales)*, deren Anzahl ca. 24 beträgt. Obwohl sie auch fast auf der ganzen Erde verbreitet sind, stellen die Schachtelhalme meistens Formen dar, die dem Leben in Sümpfen sehr stark angepaßt sind. Die unbedeutenden Reste der während des oberen Karbons und des Mesozoikums stark entwickelten Gruppe der *Filicales eusporangiatae* (einschl. *Osmundales)* gehören zu den *Ophioglossaceae* (3 Gattungen), *Marattiaceae* (7 Gattungen) und *Osmundaceae* (3 Gattungen, d. s. insgesamt 120—130 Arten, hauptsächlich in den tropischen und subtropischen Gebieten verbreitet, wo sie an das feuchte Klima eng gebunden sind. Diese Arten gehören nach ihren äußerlichen Merkmalen zu den echten Farnen; als physiognomisches und Leitelement sind sie in sehr geringem Umfang (hauptsächlich einige *Marattiaceae*) an der

---

[1]) Zimmermann, loc. cit., p. 125.

[2]) Engler u. Prantl: Die natürl. Pflanzenfam., 1. Aufl., (Leipzig) 1. Teil, Abteil. 4, p. 600—619. (Bearb. von Pritzel).

Bildung der Pflanzendecke beteiligt. Gerade das Gegenteil könnte man von der großen Gruppe der *Filicales leptosporangiatae* behaupten, die etwa 140 Gattungen[1]) mit mehr als 5000 Arten enthält. Die *Filicales leptosporangiatae* sind fast auf der ganzen Erde bis auf die Steppenregionen und die Gebiete mit kontinentalem, aridem und Wüstenklima verbreitet[2]), sie sind öfters nicht nur als ein wesentliches Bestands-Element, sondern auch als wichtiges physiognomisches Element an der Bildung der Pflanzendecke beteiligt.

An letzter Stelle im System der *Pteridophyta* steht die Gruppe der *Hydropterides*, die aus den *Salviniaceae (Salvinia* und *Azolla*) und den *Marsiliaceae (Marsilia* und *Pilularia)* besteht. Hierzu gehören insgesamt 70 in den Tropen und in den mäßig warmen Ländern weitverbreitete Arten, die jedoch dem Leben im Wasser stark angepaßt sind, weswegen sie ohne besondere Bedeutung für die Zusammensetzung der Pflanzendecke sind.

Von den heutigen *Gymnospermae* hat eine gewisse Bedeutung als physiognomisches Element vor allem die Gruppe der *Cycadales*. Dies bezieht sich jedoch weniger auf ihre massenhafte Entwicklung, die nur einige *Cycadaceae* aufweisen, als vielmehr auf ihren baumartigen Habitus und auf ihr besonderes Aussehen. Außerdem ist die allgemeine geographische Verbreitung ihrer etwa 85 Arten relativ beschränkt und umfaßt nur gewisse Gebiete der tropischen und der subtropischen Zone, weshalb ihre Bedeutung für die Zusammensetzung der Vegetation recht unbedeutend ist. Wenn man von dem einzigen Vertreter der Ordnung der *Ginkgoales (Ginkgo biloba*) absieht, der lediglich als Kulturpflanze bekannt ist, sieht man, daß die Gruppe der *Gymnospermae* am stärksten hervortritt, sowohl was den erreichten Fortschritt betrifft, als auch in bezug auf die geographische Verbreitung der Nadelhölzer. Die *Coniferales* enthalten nur etwa 500 Arten, und zwar ausschließlich Baum- und Strauchgewächse. Sie sind aber fast auf der ganzen Erde, bis in die kältesten und trockensten Regionen allgemein verbreitet und haben bis zur heutigen Zeit auf großen Teilen des Festlandes die Bedeutung eines grundlegenden physiognomischen Elementes bewahrt. Wenn es möglich wäre, das gesamte ursprüngliche Areal der *Coniferales* restlos zu rekonstruiren, wobei zu bedenken ist, daß es von der menschlichen Tätigkeit sehr empfindlich betroffen ist, würde man vermutlich feststellen können, daß es sicherlich größer ist als dasjenige der Laubhölzer. Es ist also klar, daß die *Coniferales* trotz der geringen Anzahl ihrer Arten bis in die heutige Zeit die Bedeutung einer wesentlichen Gruppe bewahrt haben.

Die letzte gymnosperme Gruppe, die *Gnetales*, bestehen aus den drei sich voneinander stark unterscheidenden monotypen Familien *Gnetaceae*, *Ephedraceae* und *Welwitchiaceae*[3]). Diese Gruppe enthält etwa 65 Arten, die an bestimmte Standortsverhältnisse stark spezialisierte

---

[1]) C. Christensen: index filicum, Hafniae (1907).

[2]) H. Christ: Die Geographie der Farne. Jena (1910), I. Karte der Farn-Florengebiete.

[3]) F. Markgraf: *Gnetales* in Engler u. Prantl: Die Natürlich. Pflanzenfam. 2. Aufl. (Herausgeg. v. A. Engler. Bd. 13, 1926).

Pflanzen darstellen, weshalb die Bedeutung dieser Gruppe für die heutige Pflanzendecke trotz ihrer weiten Verbreitung sehr gering ist.

Durch ihre Menge und in Hinsicht auf ihre Gesamtverbreitung auf der Erde sind die letzten zwei Gruppen, aus denen sich die *Angiospermae* zusammensetzen, nämlich die *Dicotyledoneae* mit etwa 8000 Gattungen und mehr als 120000 Arten und die *Monocotyledoneae* mit 1950 Gattungen und etwa 26000 Arten zweifelsohne der Teil der Samenpflanzen, der gegenwärtig als Komponent der Pflanzendecke die wichtigste Bedeutung erlangt hat.

Auf Grund der Artenzahl, der geographischen Verbreitung und der Bedeutung, die ihnen bei der Bildung der Pflanzendecke zukommt, kann man die obenerwähnten 12 systematischen Gruppen zu zwei verschiedenen Kategorien zusammenfassen. Die erste umfaßt *Psilotales, Lycopodiales, Equisetales, Filicales eusporangiatae, Cycadophyta, Ginkgoales* und *Gnetales*, die zweite besteht aus den *Filicales leptosporangiatae, Coniferales, Dicotyledoneae* und *Monocotyledoneae*. Zwischen diesen beiden Gruppen bestehen folgende Unterschiede: Zur ersten gehören vorwiegend Reihen, die aus einer beschränkten Zahl von Arten zusammengesetzt und die sich in bezug auf die strukturellen Eigentümlichkeiten durch eine ausgesprochene Homogenität charakterisieren lassen. Diese Homogenität ist entweder als das Ergebnis eines typisch zutage tretenden Paläomorphismus oder als eine Spezialisierung der Arten an ganz bestimmte Lebensbedingungen anzusehen, zu denen z. B. das Wasser- und Sumpfmedium oder der extrem trockene Standort gehört. Infolgedessen besitzen die Arten der hierzu gehörenden Gruppen meistens geringe Ausdehnungsmöglichkeiten, daher also ein mehr oder weniger beschränktes Verbreitungsareal, wobei sich das letztere sogar oft noch einengt. Die Arten haben infolge ihres vereinzelten Vorkommens meistens eine sehr untergeordnete Bedeutung für die Zusammensetzung und die Gestalt der betreffenden Pflanzenformationen. Indem sie also einen sehr unbedeutenden Teil der heutigen Vegetation darstellen, da ihre Beteiligung fast kaum zu merken ist, können diese Pflanzen keineswegs als eine typische Erscheinung struktureller oder ökologischer Natur gelten. Gerade das Gegenteil gilt für die übrigen 4 Ordnungen oder Reihen, die zu der zweiten Gruppe gehören. Entweder infolge der bedeutenden artenmäßigen Gliederung oder infolge der massenhaften Verbreitung der einzelnen Arten, die oft sehr große Areale umfassen, haben diese Pflanzen eine überragende Bedeutung für die Zusammensetzung der heutigen Vegetation erlangt.

Indem man bisher die Bedeutung der bis in die heutige Zeit erhaltenen Pflanzengruppen hervorgehoben hat, die jede für sich einen selbständigen Versuch zur Erlangung der Lebensfestigkeit darstellen, muß man zugeben, daß die hier entworfenen Unterschiede zwischen diesen Gruppen in bezug auf ihre Artenzahl und den Charakter ihrer Verbreitung keine zufällige Erscheinung darstellen, sondern das Ergebnis der durch die Pflanzenform während der ökologischen Entwicklung erlangten Eigentümlichkeiten strukturell-physiologischer Natur sind. Auf die gleichen Eigentümlichkeiten sind die großen Unterschiede zurückzuführen, die in der Verbreitung der zweiten Gruppe, nämlich bei den *Filicales leptosporangiatae, Coniferales, Dicotyledoneae* und *Mono-*

cotyledoneae bestehen und bei der vergleichenden Erforschung der einzelnen Pflanzenformationen und der einzelnen pflanzengeographischen Gebiete sehr deutlich zutage treten.

1. Die *Filicales leptosporangiatae.*

Beim Vergleich der *Filicales leptosporangiatae* mit irgendeiner der übrigen Farngruppen fällt sehr stark die Mannigfaltigkeit auf, die die echten Farne durch ihren Habitus und ihre morphologischen Merkmale aufweisen. Diese Mannigfaltigkeit ist fast ausschließlich auf die Blattorgane zurückzuführen. Indem sie die anatomischen Eigenschaften fast restlos bewahren, haben die Blattorgane die Möglichkeit erlangt, in bezug auf ihren Habitus eine fast unbegrenzte Zahl von Variationen zu liefern, und zwar sowohl in bezug auf ihre Größe wie auch auf ihre Gestalt. Die innere Struktur stellt zweifelsohne die Wiederholung ein und desselben Planes, ein und desselben Entwicklungszyklus und Ausgangsprinzipes dar, deren Eigentümlichkeiten den am niedrigsten stehenden Farnen eigen sind. Wenn man hierbei hauptsächlich die Struktur des Leitungssystems berücksichtigt, so kann man feststellen, daß die frühesten Entwicklungsstadien des letzteren mit der Entwicklung der sog. Protostele verknüpft sind, die nur bei einigen dieser Farne in den späteren Entwicklungsstadien noch erhalten bleibt[1]). Mit der Zunahme der vegetativen Masse und der Ausdehnung der Blattfortsätze verwandelt sich der Zentralzylinder sehr oft allmählich in eine Solenostele, deren Zerfall meistens weiter zur Bildung des sog. plektostelischen fibrovasalen Systems führt, das den meisten höheren Farnen eigen ist und das aus zerstreut liegenden fibrovasalen Bündeln besteht. Unter den *Pteridophyta* erlangen auf diese Weise die *Filicales leptosporangiatae* den Entwicklungszustand, der später bei den *Monocotyledoneae* wiederholt wird. Man kann daher annehmen, daß mit dieser Entwicklungsweise und mit dieser Anordnung des fibrovasalen Systems, die parallel mit der Ausdehnung der Leitungsmasse eine entsprechende Ausdehnung der Oberfläche erlaubt, die physiologische Wirksamkeit der Wasserleitung im Vergleich zu der der übrigen Farne bedeutend zunimmt. Wahrscheinlich im Zusammenhange mit dieser struktur-physiologischen Eigentümlichkeit steht die bedeutende Zunahme der Blattfläche bei den meisten *Filicales leptosporangiatae*, die sich hier wesentlich von der der niederen Farnpflanzen unterscheidet. Mit der Erlangung der plektostelischen Struktur wird andererseits der Effekt der Tätigkeit des Kambiumgewebes und das sekundäre Wachstum restlos beseitigt, das bei den vegetativen Organen dieser Farne praktisch fast gänzlich fehlt, woraus eine Abnahme der mechanischen Stabilität resultiert. Von diesem Standpunkt aus betrachtet besitzt das Holz der Farnpflanzen bekanntlich einen sehr geringen Wert. Der mechanische Wert des Holzes ist hier auch infolge der Beschaffenheit der Tracheiden beschränkt, die netz- oder leiterförmig verdickt sind[2]), weshalb sie als Stützelement nur eine geringe Festigkeit besitzen.

---

[1]) z. B. bei einigen primitiveren Formen dieser Gruppe (siehe Bower l. c. (1930), p. 114).

[2]) Jeffrey: 1926, p. 17.

Dies ist die Ursache, warum sich die Farnpflanzen meistens durch einen krautartigen Habitus auszeichnen und weshalb die wenigen baumartigen Formen meistens nur eine beschränkte Höhe und eine geringe Stengeldicke aufweisen.

Sowohl durch ihre anatomische Struktur wie auch durch ihren Habitus zeigen die *Filicales leptosporangiatae* eine auffallende Ähnlichkeit mit den monokotylen Pflanzen. Bei der näheren Betrachtung der Wasserleitungseinrichtungen kann man jedoch einen bedeutenden Unterschied feststellen: während das Xylemgewebe der Leitbündel der *Monocotyledoneae* aus weiten offnen Gefäßen besteht, ist das der *Filicales leptosporangiatae* aus typischen Tracheiden zusammengesetzt, die bekanntlich eine geringere Leitungsfähigkeit aufweisen. Dieses recht primitive Leitungssystem ist eben die Ursache, die die ökologische Entwicklung der Farne auf einer Stufe zurückgehalten hat, die bedeutend niedriger ist als die von den *Monocotyledoneae* erreichte. Die äußere Auswirkung der so beschaffenen, dem Leitungssystem der *Filicales leptosporangiatae* eigenen struktur-physiologischen Eigentümlichkeit besteht bekanntlich in der engen Beziehung der Verbreitung dieser Pflanzen zu einem feuchten Klima. Nach Christ weisen alle Gebiete unter 60 cm Jahresniederschlagsmenge nur eine arme Farnvegetation auf, und erst bei einer Niederschlagsmenge, die höher als 200 cm jährlich ist, erreichen die Farne ihre größte Mannigfaltigkeit und Verbreitung[1]).

Der sehr primitive Charakter der Leitungselemente beeinflußt hier bis zu einem gewissen Grade auch die Eigentümlichkeiten der Blattorgane, die stets eine schwächer entwickelte Nervatur aufweisen und in vielen Fällen eine mehr oder weniger xeromorphe Beschaffenheit haben. Bezüglich der Blattorgane dieser Gruppe könnte man überhaupt sagen, daß die *Filicales leptosporangiatae* den Zustand physiologischer Anpassung erreicht haben, der bei den *Angiospermae* erst bedeutend später erscheint, da in beiden Gruppen alle Übergänge zwischen dem typisch xeromorphen und typisch mesomorphen Blatt beobachtet werden können.

2. *Coniferales.*

Die Gruppe der *Coniferae* ist die zweite der Reihe nach; sie ist aber vielleicht die erste ihrer Bedeutung für die Zusammensetzung und die Gestalt der Pflanzendecke nach. Diese Bedeutung läßt sich herleiten aus ihrem Wesen und der massenhaften Entwicklung ihrer Arten. Hierzu gehören die *Araucariaceae*. *Pinaceae*, *Taxodiaceae*, *Cupressaceae* und *Taxaceae*. Diese Familien unterscheiden sich zwar voneinander ihrer geographischen Verbreitung nach, in ihren strukturellen und ökologischen Eigentümlichkeiten weisen sie aber eine ziemlich vollständige Ähnlichkeit auf.

Vom Standpunkt der ökologischen Entwicklung stellen die *Coniferales*, wie schon erwähnt. ein vollkommen selbständiges Entwicklungsstadium dar. Die Charakteristik dieser Entwicklung finden wir in der idealen Durchführung des Prinzips der mechanischen Festigung, die hier lediglich durch die eustelische Struktur des Zentralzylinders erreicht

[1]) H. Christ: Die Geographie der Farne. Jena (1910), p. 1.

wird. Durch die kreisförmige Anordnung der Leitungselemente, die eine ideale Entfaltung der Kambiumtätigkeit erlaubt, erlangt die Masse des sekundären Holzes die Möglichkeit des uneingeschränkten Wachstums und der endgültigen Übernahme der Stützungsfunktion, die bei den baumartigen Vertretern der niederen Pflanzengruppen von anderen mechanischen Elementen besorgt wird. Die ideale Anwendung des Prinzips der mechanischen Stabilität, die hier mit der allmählichen Zunahme der vegetativen Masse dauernd erhöht wird, löst endgültig auch die Frage des Umfanges dieser Masse. Infolgedessen sieht man, wie erwähnt, daß gerade die Vertreter der *Coniferales*, die sich ausschließlich durch einen baumartigen Habitus kennzeichnen, in vielen Fällen in ihren Stämmen eine Höhe und Dicke erreichen können, die überhaupt als Maximum für den Pflanzenorganismus gelten kann[1]). Bekannt ist z. B. der mächtige Wuchs von *Sequoia gigantea* und *S. sempervirens*, *Abies grandis*, *Pseudotsuga taxifolia* und anderer, die diese Behauptung restlos bestätigen.

In bezug auf die mechanische Funktion hat das sekundäre Holz der *Coniferales*, das nur aus tracheiden Elementen von höherer mechanischer Kapazität und mit relativ schwacher Leitungsfähigkeit zusammengesetzt ist[2]), eine volle Anwendung des Festigungsprinzips erlangt; in bezug auf seine Leitungsfunktion aber bleibt es auf der gleichen Entwicklungsstufe, die die niederen Pflanzengruppen und insbesondere die *Filicales leptosporangiatae* erreicht haben. Infolgedessen ist auch das Verhältnis der *Coniferae* zu den ökologischen Bedingungen ganz ähnlich dem, wie es bei den Farnpflanzen festgestellt wurde. Auch die *Coniferales* stellen typische Hygrophyten dar, und weisen daher eine mit einem feuchten Klima eng verknüpfte geographische Verbreitung auf[3]), wobei das Maximum der Höhe der baumartigen Form nur bei den Arten erreicht wird, die die feuchtesten Gebiete bewohnen. Dies ist bei den drei vorhererwähnten Arten der Fall, die zusammen mit manchen anderen Riesen-Coniferen-Arten in den westlichen Teilen Nordamerikas lokalisiert sind. Vom Standpunkt der Pflanzenökologie gilt dieses Gebiet als eins der feuchtesten.

Was die geographische Verbreitung der *Coniferales* anbelangt, so ist es ja bekannt, daß ihr Areal mit peripheren Teilen der Kontinente und mit den feuchten Gebirgsregionen eng verknüpft ist, wobei die Existenz einiger Coniferen in Gebieten mit mehr oder weniger ausgesprochen kontinentalem Klima stets einen deutlichen Relikt-Charakter hat. Dies ist z. B. bei den Coniferen in den kontinentalen Teilen Nordamerikas, Zentralasiens und sogar in Südosteuropa der Fall, wo das Wesen der Verbreitung und die Wachstumserscheinungen der Coniferen-

---

[1]) Bower, (1930), p. 43.

[2]) Die mittlere Weite der Tracheiden bei den *Coniferales* beträgt ca. 0,03 mm bei einer mittleren Länge von etwa 4 mm. (Benecke-Jost: Pflanzenphysiologie, 4. Aufl., Jena (1924), p. 117). Über die sehr beschränkte Leitungskapazität dieser Elemente läßt sich auf Grund der Untersuchungen von Sachs urteilen, welcher gefunden hat, daß die mittlere Wassergeschwindigkeit im Xylem von *Podocarpus macrophyllos* ca. 18,7 cm je Stunde beträgt, wähend bei den Angiospermen diese Größe um das vielfache höher ist.

[3]) D. Szymkiewicz: Études climatologiques. IV. — Acta Soc. Bot. Pol. III. 1, (1925), p. 119—122.

Arten, sowie die Schwierigkeiten der Erneuerung der Coniferen-Wälder eine regressive Entwicklung aufweisen.

Die beschränkte physiologische Wirksamkeit der Tracheiden als Leitungselemente beeinflußt auch die struktur-physiologischen Eigentümlichkeiten der Blattorgane, die bei fast allen *Coniferales* gänzlich die Merkmale eines typisch ausgeprägten Xeromorphismus und einer stärkeren strukturellen Primitivität besitzen als die Blätter einiger *Filicales leptosporangiatae*. Und tatsächlich kann das kleine nadelförmige oder schuppenartige Blatt von meist lederartiger Beschaffenheit und seiner sehr schwach entwickelten, gewöhnlich nur durch einen Mittelnerv vertretenen Aderung als nichts anderes als eine sehr primitive Blattstruktur gelten.

Im Zusammenhange mit der hier entworfenen Architektonik der vegetativen Organe befindet sich auch die allgemeine Biologie der *Coniferales*, die die Entwicklungsmöglichkeiten dieser Gruppe und ihre geographische Verteilung gleichfalls entschieden beeinflußt hat. Als ein Ergebnis des Xeromorphismus dieser Gruppe erscheint vor allem der recht langsam vor sich gehende Assimilationsprozeß, dessen Charakter innerlich durch die verhältnismäßig schwache Entwicklung der Reservegewebe und äußerlich durch das äußerst langsame Wachstum und den langsamen Zuwachs der vegetativen Masse gekennzeichnet wird, Eigentümlichkeiten, die bei den meisten Koniferen vorhanden sind und die ihren Wettbewerbswiderstand gegenüber der Laubholzvegetation äußerst einschränken. So strukturell einer vegetativen Tätigkeit von sehr beschränkter Intensität angepaßt konnten sich die *Coniferales* auch vom Standpunkte der ihnen eigenen Fähigkeit, der Konkurrenz der Laubhölzer standzuhalten, nur in solchen klimatischen Regionen behaupten, in denen das Gedeihen der intensiv vegetierenden *Angiospermae* mehr oder weniger ausgeschlossen ist. Die Lokalisierung der *Coniferales* hauptsächlich auf die kälteren und feuchteren Regionen oder auf Standorte mit unfruchtbarem Boden bestätigt genügend die hier geäußerte Behauptung.

Schließlich kann man aus dem Vergleiche der *Coniferales* mit den *Filicales leptosporangiatae* ersehen, daß zwischen diesen beiden, durch die gleiche Abhängigkeit vom feuchten Standorte bis zu einem gewissen Grade ähnlichen Gruppen doch ein bedeutender Unterschied besteht, den man ausschließlich auf die strukturellen Eigenschaften des Leitungssystems zurückführen muß. Man könnte auch erwähnen, daß, wenn auch mit der Behauptung des baumartigen Habitus die Coniferen im Vergleiche zu den Farnen einen tatsächlichen Fortschritt aufwiesen, das Erhalten des primären Xeromorphismus und die daraus folgende Beschränkung der vegetativen Produktion bei den *Coniferales* im Gegenteil sogar einen völligen Stillstand der ökologischen Evolution bedeutet.

3. *Dicotyledoneae.*

Es scheint jedoch, daß der Stillstand der ökologischen Entwicklung schon durch die *Gymnospermae* in der einen oder in der anderen Weise überwunden wurde. Darauf deutet das Vorhandensein einiger sommergrüner Gymnospermen-Gattungen wie *Ginkgo*, *Larix*, *Pseudolarix* und

Taxodium hin, durch die die Festlegung der periodischen Vegetation gekennzeichnet wird, die den Regionen mit deutlicher klimatischer Periodizität eigen ist. Weitere Hinweise auf den Fortschritt der Gymnospermen liefern auch einige Gruppen von *Gnetales*, die den äußersten Formen des sekundären Standortes angepaßt sind, zu denen auch die Gegenden mit Wüsten- und Trocken-Klima gehören. Es liegen jedoch Gründe vor anzunehmen, daß die genannten Pflanzentypen einen völlig sekundären Charakter aufweisen und daß ihre Absonderung in den spätesten Perioden der geologischen Geschichte oder mindestens nach dem Auftreten der primitivsten *Angiospermae* vor sich gegangen ist. Wir haben bereits die Gelegenheit gehabt darauf hinzuweisen, daß die strukturellen Eigentümlichkeiten der *Dicotyledoneae* der Kreidezeit die Annahme bestätigen, daß die Absonderung dieser Gruppe unter denselben ökologischen Verhältnissen vor sich gegangen ist, unter denen die Existenz aller vorangegangenen Gruppen einschl. der mesozoischen *Gymnospermen* möglich war. Der hygrophyte Standort soll also als Ausgangs- und Ursprungsmedium auch der Dikotylen angesehen werden. Daher ist die Annahme berechtigt, daß diese Gruppe sozusagen die erschöpfende Geschichte der ökologischen Entwicklung darstellt, wobei sie sämtliche Anpassungsstufen einschließt vom Ausgangsmoment an bis zu den Existenzbedingungen, die vom physiologischen Standpunkt als äußerst extrem und für den Pflanzenorganismus als äußerst ungünstig gekennzeichnet werden könnten. Die ungeheure Zahl der zu der Gruppe der *Dicotyledoneae* gehörenden Arten, die die sämtlich möglichen Äußerungen der Lebensform umfassen, sowie die fast unbeschränkte den Dikotyledonen eigene strukturelle Mannigfaltigkeit sind selbstredend ein unüberwindliches Hindernis bei der Aufklärung der Reihenfolge, die die ökologische Entwicklung der Landvegetation kennzeichnet. Es unterliegt jedoch keinem Zweifel, daß als wichtigster Antrieb zu dem parallel mit der Entwicklung der Dikotyledonen erreichten ökologischen Fortschritte der Landvegetation das Auftreten der offenen Leitungsgefäße gelten muß, die bis auf geringe Ausnahmen sämtlichen Vertretern dieser Gruppe und nur ausnahmsweise den gymnospermen *Gnetales* eigen sind. Der Ersatz der Tracheiden durch die offenen Wasserleitungen und die allmähliche Vervollkommnung letzterer haben zur direkten Folge das Überwinden eines wichtigen inneren Hindernisses, das die physiologische Tätigkeit der Pflanzenteile einschränkt, die die Transpirations- und Assimilationsfunktion vollziehen. Die Intensivierung dieser beiden physiologischen Vorgänge muß also als wichtigste Folge der Vervollkommnung des Leitungssystems angesehen werden, weshalb die Annahme berechtigt ist, daß der weitere ökologische Fortschritt in der Pflanzenform in engster Abhängigkeit von der strukturellen Entwicklung dieser Elemente sich vollzog.

Es wurde bereits früher erwähnt, daß die äußere und z. T. auch strukturelle Ähnlichkeit zwischen den primitiveren, mehr oder weniger mit feuchten Standortsbedingungen verbundenen Dikotyledonen und den vorangegangenen Pflanzengruppen sehr groß ist und durch alle die Merkmale gekennzeichnet wird, die für die xeromorphe Vegetation charakteristisch sind. Bei den Dikotyledonen können als Merkmale eines typischen oder rudimentären Xeromorphismus vor allen Dingen

gelten das Erhalten größerer oder kleinerer tracheidaler Elemente oder das Ueberwiegen dieser primären Leitungszellen über die offenen Leitungsgefäße, die geringe Weite und die primitivere anatomische Beschaffenheit der letzteren, wie dies nach Jeffrey bei den Gefäßen mit treppenförmiger Perforation der Fall ist[1]), weiter dann die homogene Struktur des Holzes, die hauptsächlich in der schwächeren Entwicklung der Reservegewebe, in diesem Fall der breiten Mark- oder Holzstrahlen zum Ausdruck kommt, und schließlich die relativ geringe Breite der Jahresringe. Als äußeres Merkmal des Xeromorphismus der Dikotyledonen sind auch hier die Eigentümlichkeiten der Blattorgane zu betrachten, die in ihrer geringen Größe, in der stärker oder schwächer zutage tretenden Hartlaubigkeit und in der beschränkten Entwicklung der Nervatur zum Ausdruck kommen.

Obwohl die Angaben der vergleichenden Morphologie sehr unbedeutend sind und trotzdem die Untersuchungen dieser Art selten auf eine richtige ökologische Grundlage gestellt wurden, läßt sich sogar bei einer oberflächlichen Beobachtung nicht schwer feststellen, daß die soeben dargelegten Merkmale eine allgemeine und konstante Charakteristik gerade der baumartigen Dikotyledonen darstellen, die auf feuchte Standorte oder ganz ähnliche Standortsbedingungen angewiesen sind[2]). Hier wie auch bei den Gymnospermen ist der langsame Zuwachs der vegetativen Masse das Gesamtergebnis des Xeromorphismus.

Zur Vervollkommnung der Wasserleitungen kommt als wesentlicher Faktor der Beschleunigung der ökologischen Entwicklung der Landpflanzen auch der Umstand, daß gerade bei den Dikotyledonen die physiologische Differenzierung der das sekundäre Holz bildenden Elemente sehr weit fortgeschritten ist. Während diese Elemente ursprünglich nur Leitungsfunktionen besorgt haben, bildet sich ein Teil von ihnen zu solchen um, die ausschließlich mechanische Funktion haben, ein anderer Teil liefert die Anfänge der Reservegewebe. Die starke Entwicklung der Reservegewebe, die bei dieser Gruppe vor allem durch das Auftreten, und durch die Vervollkommnung der breiten Markstrahlen zum Ausdruck kommt, steht zweifelsohne im Zusammenhang mit der Steigerung der Assimilationstätigkeit und mit dem Bedürfnis, Speicher für die Assimilate zu schaffen. Gerade mit diesem Zeitpunkte der struktur-physiologischen Entwicklung der Pflanzenform muß auch der Ursprung der mesophyten Vegetation in Zusammenhang gebracht werden, die solchen klimatischen Regionen eigen ist, die die Existenz einer entweder ununterbrochenen oder periodischen vegetativen Tätigkeit aber immer mit maximaler Intensität ermöglichen. Als charakteristischste innere und äußere Merkmale des sekundären differenzierten mesophyten Typs können gelten die stärkere Reduktion der Tracheiden oder die Veränderung des Verhältnisses zu Gunsten der offenen Leitungselemente; ferner die Zunahme der Weite der offenen Gefäße und das Ersetzen der Tracheen mit skalenförmiger Perforation durch solche mit terminaler Apertur, wie dies bei den höheren Dikotyle-

---

[1]) Jeffrey, loc. cit., p. 379.

[2]) B. Stefanoff: Versuch zur Darstellung einer parallelen Klassifikation, usw., p. 36.

donen und Monokotyledonen der Fall ist[1]). Diese strukturellen Eigentümlichkeiten haben die Steigerung der Wasserzirkulation und der Wasserversorgung zur Folge und sind auch mit der Entwicklung der Reservegewebe am engsten verknüpft, welch letztere hauptsächlich als breite Markstrahlen hier einen bedeutenden Prozentsatz des sekundären Holzes ausmachen. Der Intensivierung der Assimilationstätigkeit und der Aufspeicherung von Reservestoffen folgt schließlich immer eine bedeutende Zunahme des Zuwachses, der unter anderem auch in der bedeutenden Verbreiterung der Jahresringe zum Ausdruck kommt.

Bei den Blattorganen äußert sich die mesophyte Struktur zunächst durch die Erweiterung der Blatt- oder der Transpirationsfläche, wobei der Wechsel bedeutend gefördert wird durch die Zunahme der kutikularen Transpiration[2]), die aus der Verdünnung der Kutikula resultiert. Die Förderung dieses Prozesses wird anatomisch gesichert durch die bedeutende Erweiterung und durch die Komplizierung der Blattnervatur.

In bezug auf die allgemeine Biologie der Pflanzenform hat die mesophyte Struktur zur Folge die Möglichkeit, unter solchen äußeren Standortsverhältnisse zu gedeihen, die die Steigerung der vegetativen Tätigkeit am meisten fördern, indem sie zugleich unter den Verhältnissen der klimatischen Periodizität auch eine bedeutende Verkürzung der Vegetationsperiode erlauben. Eine besonders fortgeschrittene Form im Rahmen der mesophytischen Struktur liefern die sommergrünen Waldbäume mit dem sog. ringporigen Holz, wo die Gefäße die größte Weite[3]) und der Wasserversorgungsprozeß die maximale Intensität erlangen.

Der im Vorigen geschilderte Weg zeigt uns die ökologische Entwicklung der Landvegetation; sie folgt entweder aus dem periodischen und dauernden Temperatursinken oder aus dem Vorhandensein einer dauernden Trockenperiode und dem allmählichen Anpassen an den ungünstigen Standort. Eine wichtige Folgeerscheinung ist die Absonderung einer ganzen Reihe von Vegetationstypen, die eine Mittelstellung einnehmen zwischen der primitiven xeromorph beschaffenen, an den feuchten Standort gebundenen Vegetation und dem Endzustand der ökologischen Entwicklung, bei der die Absonderung der echten Xerophyten sich vollzieht. Zu den sekundär entwickelten Vegetationstypen gehört zweifelsohne auch die tropische und intensiv vegetierende Waldvegetation, die sowohl vom struktur-physiologischen als auch vom phylogenetischen Standpunkt meistens aus in ihrem Wuchse stark entwickelten Pflanzenformen besteht.

Indem wir voraussetzen, daß das Verwickeltwerden der Struktur auch die Zunahme der Plastizität zur Folge hat, dürften wir zur Schlußfolgerung kommen, daß die die denkbar komplizierteste innere Organisation besitzenden Dikotyledonen sich in jeder Hinsicht auch durch eine am stärksten hervortretende Plastizität kennzeichnen. Im Zusammen-

---

[1]) Jeffrey, loc. cit., p. 99.

[2]) H. Kamp: Untersuchungen über Kutikulabau und kutikulare Transpiration von Blättern. — Jahrb. für wiss. Botanik. Bd. 72, Heft III (1930), p. 459.

[3]) Die Weite der Gefäße bei einigen *Quercus*-Arten erreicht z. B. bis 0,2—0,3 mm.

hange mit eben dieser Plastizität der Dikotyledonen, die durch die wirksame und schnell eintretende Abänderung des Verhältnisses der Komponenten zum Ausdruck kommt, müssen wir die Ursache der großen äußeren Mannigfaltigkeit dieser Gruppe suchen, die durch ihre zahlreichen Vertreter sämtliche existenzfähigen biologischen Formen erschöpft. Das Zustandekommen dieser Formen hat zur Folge eine sowohl den verschiedenen Vegetationstypen eigene biologische Mannigfaltigkeit als auch das Hervortreten der Endphase der ökologischen Entwicklung, d. h. der xerophyten Vegetation,

Im Einklang mit der von Raunkiär[1]) vorgeschlagenen biologischen Einteilung der Lebensformen und im Einklang mit der von Bews[2]) gegebenen Interpretatien der ökologischen Evolution der biologischen Typen könnte man letztere, mit Rücksicht auf die uns interessierenden Probleme, in folgende Grundeinheiten einteilen:

1. Bäume, a) immergrüne oder z. T. sommergrüne Baumarten mit xeromorpher Organisation,
   b) sommergrüne oder immergrüne Baumarten mit mesomorpher Organisation,
2. Sträucher,
3. Halbsträucher,
4. Ausdauernde Kräuter,
5. Einjährige Kräuter.

Ohne auf die Frage nach dem relativen Alter der einzelnen biologischen Typen und insbesondere auf die Frage nach dem Ursprung des Baum- und Krauthabitus einzugehen, die neulich von Arber[3]) und Bankroft[4]) erschöpfend behandelt wurde, könnte man, im Zusammenhange mit unserer bisherigen Darstellung zu einer positiven Charakteristik gelangen von wenigstens einigen Momenten, die die Entwicklung der biologischen Typen innerhalb der Angiospermen kennzeichnen. Bezüglich der Baumform z. B. wurde eine ganze Reihe von Beweisen herangezogen, um festzustellen, daß die Arten der Gruppe der immergrünen Xeromorphen einen primitiven Typ und ein Ausgangsmoment der ökologischen Evolution darstellen. Es wurde zugleich hervorgehoben, daß mit der Intensivierung der Vegetationstätigkeit die Absonderung der mesophyten Gruppe und insbesondere die der sommergrünen Baumformen verknüpft ist.

Eine unmittelbar folgende Phase, bei der die Anpassung der Pflanze an die Schwankungen der Standortsverhältnisse zu Stande kommt, wird gekennzeichnet durch eine mehr oder weniger zum Ausdruck kommende Modifikation des Habitus.

Der Habitus ist u. a. stets von dem Wesen und der Dauer der Vegetationstätigkeit abhängig, deren Einschränkung zuweilen durch die Temperaturverhältnisse, in anderen Fällen aber durch den Charakter

---

[1]) C. Raunkiär: Statistik der Lebensformen als Grundlage für die biologische Pflanzengeographie. — Beih. z. bot. Zentralblatt. Bd. 27 (1910).

[2]) J. W. Bews: Studies in the ecological Evolution of the Angiosperms. — The New Phytologist. Reprint Nr. 16 (1927).

[3]) A. Arber: The tree Habit in Angiosperms: its Origine and its Meaning. — The New Phytologist. 27 (1928).

[4]) H. Bankroft: The Arborescent Habit in Angiosperms. — The New Phytologist. Reprint Nr. 19 (1930).

des Wasserhaushaltes bedingt wird. Unter Berücksichtigung des Umstandes, daß das Wesen der Wasserversorgung sowohl von den strukturphysiologischen Eigentümlichkeiten des Leitungssystems als auch von der Gesamtlänge des letzteren abhängig ist, kann man annehmen, daß eine Verkürzung des Abstandes zwischen den transpirierenden Organen und dem absorbierenden System, d. h. eine Verkürzung der Länge des Wasserweges, die Wasserversorgung der transpirierenden Organe stets günstig beeinflussen wird. Gewöhnliche Beobachtungen über die Beziehungen zwischen dem Wachstum der Bäume und den klimatischen Bedingungen deuten darauf hin, daß die Pflanzenform auch über ein Reservemittel verfügt, durch das ihre Wasserbilanz in wirksame Korrelation mit den äußeren Bedingungen gestellt wird. Die Verkürzung des Hauptstammes und die Annahme des Strauchhabitus durch verschiedene Arten, die unter normalen äußeren Bedingungen Baumdimensionen annehmen können, sind eine Erscheinung, die in Ländern mit ungünstigen klimatischen Verhältnissen ziemlich oft vorkommt. Ihre Erklärung ist ausschließlich in der stärkeren oder schwächeren Verlangsamung des Wachstums zu suchen; gleichzeitig damit tritt jedoch auch eine entsprechende Einschränkung der Gesamtlänge der Leitungsgewebe ein[1]). Das gegenseitige Verhältnis zwischen den Dimensionen der vegetativen Masse, den äußeren Bedingungen und der physiologischen Wirksamkeit der einzelnen Gewebe und Organe wird auf diese Weise restlos geklärt, indem es auf den wahrscheinlichen Weg hinweist, auf dem die Strauchformen aus solchen entstanden sind, die ursprünglich baumartigen Habitus besessen haben. Dieser Prozeß, der zweifelsohne durch die adaptive Auslese sehr weitgehend gefördert wurde, hat im einzelnen sowohl die immergrünen Xeromorphen als auch die Gruppe der sommergrünen Holzpflanzen betroffen.

Dieselben Gedankengänge kann man auch im weiteren anwenden, nämlich zur Klärung des Ursprunges der Halbsträucher und der Kräuter, wo die progressive Reduktion der Stengellänge fast ausschließlich im Zusammenhang mit dem Bedürfnis durchgeführt wird, ein Gleichgewicht festzulegen zwischen der physiologischen Wirksamkeit der Leitungselemente und den äußeren Bedingungen.

Ohne den Ursprung der Krautvegetation mit den verschiedenen Theorien zu verbinden, die die Reduktion des Baumhabitus in volle Abhängigkeit setzen von dem Zerfall des Zentralzylinders und der Degeneration des Kambiumgewebes[2]), müssen wir die Existenz eines engen Zusammenhanges zugeben zwischen der Intensivierung der Assimilationstätigkeit und der Erweiterung der Reservegewebe einerseits und andererseits zwischen der ersten und der Befestigung aller derjenigen Typen, die die Gesamtgruppe der Kräuter bilden. Als Beweis in diesem Sinne soll die bedeutende Beteiligung der verschiedenen Reservegewebe an den Stengelorganen dienen, die bei den Kräutern meistens als sog. zusammengesetzte Markstrahlen vorkommen. Vom Standpunkt der vergleichenden Anatomie werden diese Markstrahlen als modernste Gebilde und als Ergebnis einer bedeutend gesteigerten Assimilationstätigkeit behandelt[3]). Einen weiteren Beweis für die bedeutende Zu-

[1]) B. Stefanoff u. J. Stoitschkoff, loc. cit., p. 36—37.
[2]) Bankroft, loc. cit., p. 31—42.
[3]) Jeffrey, loc. cit., p. 91.

nahme der Assimilationstätigkeit bei den Krautarten liefert das Verhältnis der gesamten Blattfläche zur vegetativen Masse, diese Blattfläche ist bei den Kräutern verhältnismäßig viel größer als bei den Gehölzen.

Man kann überhaupt betonen, daß mit der Zunahme der Assimilationstätigkeit die Pflanze die volle Möglichkeit erlangt, sowohl ihre vegetative Entwicklung bedeutend zu beschleunigen oder abzukürzen, als auch den ungünstigen Standortsbedingungen vollständiger anzupassen nämlich dort, wo infolge Lichtmangels oder infolge einer längeren Trockenperiode oder einer längeren Winterperiode die Vegetationstätigkeit entweder herabgesetzt oder völlig unterbunden wird.

Die Daten, über die wir verfügen, können jedoch keineswegs als Mittel zur Bestimmung des Ursprunges der Krautformen und zur Feststellung des relativen Alters dieses biologischen Typs dienen. Am wenigsten Hinweise in dieser Richtung können der Phylogenie entnommen werden, wo sehr viel Daten vorhanden sind, die eher auf den sehr alten Ursprung dieser Pflanzen hindeuten. Zu denselben Schlußfolgerungen kann man bei einer vergleichenden Untersuchung der struktur - physiologischen Eigentümlichkeiten kommen, die auf die Existenz hinweisen innerhalb fast aller dikotylen Einheiten von sowohl xeromorph beschaffenen Krautarten als auch von stark fortentwickelten Xerophyten. Im Zusammenhange damit könnte man zu der Schlußfolgerung gelangen, daß obwohl in vielen Fällen die einzelnen biologischen Typen der Kategorie der Kräuter als sekundäres Erzeugnis der Formen mit dauerhaften oberirdischen Organen gelten können, doch auch solche Fälle vorkommen müssen, bei denen die Reduktion des Habitus, auch wenn sie noch so fortgeschritten ist, die Bedeutung eines primitiven Merkmals hat. Man könnte beispielsweise auf die Existenz xeromorph beschaffener Krautarten sogar bei den Familien der *Ranunculaceae, Berberidaceae* u. a. *Polycarpicae* hinweisen, wo der primitive Charakter und der sehr alte Ursprung des Krauthabitus außer jedem Zweifel stehen.

Die Ableitung der sog. Therophyten oder einjährigen Pflanzen von der Kategorie der ausdauernden Kräuter sowie die Klassifikation dieser Pflanzen an letzter Stelle der Evolution der biologischen Pflanzentypen unterliegen gleichfalls keinem Zweifel [1]). Die einjährigen Pflanzen stellen Formen dar, die hauptsächlich den klimatischen Gebieten eigen sind, in denen die Vegetationstätigkeit und insbesondere die Assimilationsprozesse sich mit maximaler Intensität vollziehen [2]) und eine minimale Dauer aufweisen; die wichtigste biologische Eigentümlichkeit dieser Pflanzen ist ihre Fähigkeit, den vollen Zyklus ihrer Entwicklung in sehr kurzer Zeit, in einigen Fällen sogar nur in wenigen Tagen, zurückzulegen [3]), um darauf die ungünstige Jahreszeit als Samen durchzumachen. In dieser Hinsicht sind die einjährigen Kräuter ein biologischer Typ, der zum erfolgreichen Überdauern längerer Trockenperioden äußerst spezialisiert ist.

---

[1]) J. W. Bews, loc. cit. (1927), p. 116.

[2]) N. A. Maximov: The physiological Significance of the xeromorphic Structure of Plants. — Journ. of Ecology. Vol. XIX, 2 (1931), p. 277.

[3]) H. H. Thomas: Some Observations on Plants in the libyan Desert. — Journ. of Ecology. Vol. IX (1921), p. 79.

Die xerophyte Vegetation besteht entweder aus einjährigen Pflanzen oder aus einer Kombination stark und vielseitig spezialisierter aus den übrigen biologischen Typen hervorgegangener Formen. In ihrer Gesamtheit stellt diese Vegetation das letzte Stadium dar der ökologischen Evolution der Pflanzenform und ist in verschiedener Weise dem Ertragen dauernder Trockenheit angepaßt. Der vielseitige Charakter der Anpassungen sowie die große Ausbildungsfähigkeit, die die Xerophyten aufweisen, wodurch sie unter mannigfaltigen Standortsbedingungen vorkommen könnnen, bestätigen ihrerseits, daß in bezug auf die allgemeine Entwicklung des Pflanzenreiches diese Pflanzengruppe einen modernen Typ bildet, der direkt oder indirekt aus den primitiven Hygrophyten hervorgegangen ist. Zahlreiche Beispiele verschiedenster Art bestätigen diese Behauptung.

Wir wollen zunächst auf die Ontogenie eingehen, die zahlreiche Beispiele dafür liefert, daß die Entwicklung jeder xerophyten Form stets von einer mehr oder weniger zum Ausdruck kommenden mesophyten Struktur ausgeht, wobei die sekundär erworbenen strukturellen und physiologischen Eigentümlichkeiten später mit der allmählichen Entwicklung der Form auftreten. Davon überzeugen uns sowohl die Untersuchungen von Zalenski, Benedict, B. Huber[1]) u. a. Autoren über das Wesen der Veränderungen, die mit der Entwicklung der Pflanze allmählich eintreten, als auch die Beobachtungen an den strukturellen Eigentümlichkeiten der juvenilen Pflanzen, die durch Cockayne an Vertretern der Vegetation von Neu-Seeland vorgenommen wurden[2]). Es sind auch zahlreiche Beispiele aus dem Gebiete der Phylogenie vorhanden, die mehr oder weniger in gleicher Weise den primitiven Ursprung der immergrünen Hygrophyten und den sekundären Charakter der xerophyten Vegetation nachweisen. Die typisch hygrophyten Formationen sind in den feuchtesten Teilen der Erde verbreitet; in den meisten Fällen bestehen sie aus den Arten der Familien und Gruppen, die auf Grund gewisser Merkmale als primitive Vertreter der Dikotyledonen gelten. Es sei hier auf die insulare Vegetation der südlichen Hemisphäre hingewiesen, die an relikten Formen von vorwiegend xeromorpher Beschaffenheit und baumartigem Habitus besonders reich ist. Gerade das Gegenteil kann man bezüglich der Xerophyten sagen, die die Pflanzendecke der kontinentalen, der ariden und der Wüstengebiete bilden. Trotzdem zu dieser Gruppe Arten gehören, die zu dem extrem-ungünstigsten Habitus übergegangen sind und sich direkt vom primitiven xeromorphen Typ ableiten lassen, wie dies bei *Welwitschia*, *Cactaceae* u. a. der Fall ist, findet man Pflanzenformen mit länger dauernder ökologischer Entwicklung und solche hierunter, die sich sowohl strukturell als biologisch von der primitiven Landvegetation am meisten entfernt haben. Es sei darauf hingewiesen, daß diese Pflanzenkategorie

---

[1]) M. Benedict: Senile changes in leaves of Vitis Vulpina and certain other Plants. Cornell Univ. Agric. Exper. Station; June 1915, p. 281—365; B. Huber: Die Trockenanpassungen in der Wipfelregion der Bäume etc. — Journ. of Ecology. Vol. XIX, Nr. 2 (1931) p. 283—290.

[2]) L. Cockayne: The Vegetation of New Zealand. Veg. der Erde, XIV, 2 ed., Leipzig 1918), p. 139—140.

auch vom phylogenetischen Standpunkte Glieder jüngerer Gruppen darstellt, wie dies z. B. bei den *Polygonaceae*, *Chenopodiaceae*, *Aizoaceae*, *Cruciferae* u. z. T. *Leguminosae*, *Umbelliferae*, *Compositae* u. a. der Fall ist. Neben den noch zu besprechenden *Monocotyledoneae* stellen die Vertreter dieser Gruppen den wichtigsten Teil der xerophyten Vegetation dar.

Der Unterschied zwischen den beiden Gruppen der *Coniferales* und *Dicotyledoneae* besteht sowohl in der Anzahl der Arten als auch in der äußeren Erscheinung der Lebensform. Der konstant erhaltene Baumhabitus der Nadelholzgewächse weicht bei den Dikotyledonen einer fast endlosen Variation der Form. Diese Variation erschöpft fast alle die Zustände, die durch die Pflanze auf dem Wege der Anpassung an die mannigfaltigsten Existenzbedingungen erlangt werden können. Der Anfang dieser komplizierten ökologischen Evolution ist vor allem in dem Fortschritte der Entwicklung des Leitungssystems zu suchen, nämlich in dem Auftreten der offenen Leitungsgefäße. Eine nicht geringere Bedeutung kommt jedoch der struktur-physiologischen Differenzierung der Elemente zu, die das Holz bilden, da nur mit der anatomischen Komplizierung des Holzes die Erwerbung der Plastizität verknüpft werden kann, die für die dikotylen Pflanzen besonders charakteristisch ist und durch die dieser Gruppe eigenen vielseitigen Erscheinung der Lebensform bedingt wird.

4. *Monocotyledoneae.*

Obwohl die ersten Spuren der Monokotyledonen gleichzeitig mit den ersten fossilen Resten der dikotylen Pflanzen gefunden wurden, was darauf hinweist, daß das geologische Alter dieser beiden Gruppen ungefähr gleich ist, muß man bedenken, daß die Entwicklung der monokotylen Pflanzen mit der endgültigen Vervollkommnung der Wasserleitungselemente eng verknüpft ist; letztere gehören hier ausschließlich dem Typ der offenen Bündel mit terminaler Apertur[1]) an. Es sind auch einige Daten anatomischer Natur vorhanden, die darauf hindeuten, daß das steläre Leitungssystem der Monokotyledonen aus dem Zerfall der konzentrisch angeordneten Leitbündelgruppen entstanden ist, so wie wir sie bei manchen dikotylen Pflanzen vorfinden. Solche Merkmale und eine Reihe anderer Tatsachen anatomischer, morphologischer und systematischer Natur berechtigen zu der sehr wahrscheinlichen Annahme, daß die vielleicht eine polyphyletische Fortentwickung aus den Dikotyledonen darstellenden Monokotyledonen auch die letzte Phase der phylogenetischen Entwicklung des Pflanzenreiches darstellen,

Man muß andererseits bedenken, daß das letzte Stadium der ökologischen Evolution durch den Augenblick bestimmt wird, in dem die Pflanzenform sich dem ungünstigen Standort anpaßt; die Monokotyledonen, bei denen, wie Jeffrey (loc. cit. p. 415) sagt, die Krautform ihren typischsten Zustand erlangt hat, sind von diesem Standpunkt als eine sekundäre Gruppe anzusehen.

Es unterliegt keinem Zweifel, daß sowohl bei allen bisher be-

---

[1]) Jeffrey: loc. cit., p. 99.

sprochenen Gruppen wie auch innerhalb der Monokotyledonen die allgemeine Biologie der Formen und der vorherrschende Habitus Erscheinungen darstellen, die vor allem mit den strukturellen Eigentümlichkeiten des Leitungssystems verknüpft sind. Bezüglich seiner Gesamtstruktur weist das aus wahllos zerstreuten, völlig isolierten fibrovasalen Bündeln zusammengesetzte Leitungssystem der Monokotyledonen eine sehr große Ähnlichkeit auf mit dem Leitungssystem der Farne der Gruppe der *Filicales leptosporangiatae,* wobei auch hier die Kambiumtätigkeit entweder fehlt oder praktisch ohne Bedeutung bleibt. Entweder durch ihre Masse oder durch die Vervollkommnung der einzelnen Gefäße, wie dies bei den vorangehenden Gruppen kaum denkbar ist, büßen auf diese Weise sowohl die *Monocotyledoneae* als auch die *Filicales leptosporangiatae* alle strukturellen Möglichkeiten ein, die die mechanische Festigkeit des Stengels als Stützorgan garantieren. Durch diese Einseitigkeit der inneren Beschaffenheit, welch letztere auch hier sekundär zustandegekommen ist, wird nämlich der Grund genügend erklärt, weshalb ein großer Teil der Monokotyledonen Formen darstellt mit beschränktem Wachstum und mit meist krautartigem Habitus. Die maximale Vervollkommnung, die das primäre Holz in bezug auf seine Leitungsfunktion erlangt hat, stellt andererseits diese Gruppe, in bezug auf ihr Aushalten unter ungünstigen Bedingungen, an erste Stelle, wodurch die Entwicklung der Krautform ihren Höhepunkt erlangt[1]). Zur Veranschaulichung dieser Behauptung kann man auf die Riesendimensionen der Bambuspflanzen, der *Araceae, Musaceae* und der Palmen hinweisen, die vom strukturellen Standpunkt eher Kräuter als Bäume darstellen.

Es unterliegt keinem Zweifel, daß die Vervollkommnung des Leitungssystems und die bedeutende Zunahme der Stärke der Wasserzirkulation auch die physiologischen und die strukturellen Eigentümlichkeiten der Blattorgane beeinflussen. Es genügt, an die soeben erwähnten Monocotyledonen, nämlich an die *Gramineae, Araceae, Musaceae* und die Palmen zu denken, um sich davon zu überzeugen, daß die Blattgebilde maximale Dimensionen und die Blattfläche ihre maximale Ausdehnung gerade bei diesen Pflanzengruppen erlangen[2]). Man kann mit Sicherheit annehmen, daß das Verhältnis der Blattfläche zu der gesamten vegetativen Masse, die hier infolge der Reduktion des Stengelsystems sehr beschränkt ist, bei den Monokotyledonen zugunsten der Blattfläche bedeutend verschoben ist. Sowohl die bedeutende Erweiterung der Blattfläche wie auch die stark entwickelte aus zahlreichen und meistens parallelen, mit den Leitungselementen des Stengels unmittelbar verbundenen Nerven zusammengesetzte Nervatur, sind wesentliche Hinweise auf das Vorhandensein einer Organisation, die selbstredend eine bedeutende Steigerung der Transpiration und auch der Assimilationstätigkeit bedingt. Der Umstand, daß unter den monokotylen Pflanzen die wichtigsten Nahrungsmittelquellen vorkommen und der Umstand, daß das Verhältnis der Samenproduktion bei manchen Getreidepflanzen im Laufe einer Vegetationsperiode von nur 3 bis 4 Monaten bis 30% des Gesamtgewichts der Pflanze erlangen kann, zeigen tatsächlich, daß

---

[1]) Bower, loc. cit., p. 143.
[2]) Nach M. J. Golenkin.

die Verarbeitung der Assimilate bei den Monokotyledonen mit gesteigerter Energie vor sich geht[1]). Nur im Zusammenhang mit einer solchen Intensivierung der Assimilationstätigkeit ist andererseits die bedeutende Verkürzung der Vegetationsperiode und die volle Anpassung dieses Typs an extrem ungünstige Bedingungen durch die Pflanzenform möglich, bei denen die Landvegetation zu ihrer Entwicklung über eine sehr kurze Periode verfügt. Es darf also nicht verwundern, wenn gerade die monokotylen Pflanzen zu den Bewohnern des ariden und des Wüstenklimas gehören, wo der vegetative Zyklus innerhalb einer sehr kurzen Zeit zurückgelegt werden muß unter Ausnutzung sogar nur eines zufälligen Niederschlags.

Mit der Vernichtung der mechanischen Stabilität und mit der Degenerierung des Stengelsystems bei den Monokotyledonen, bei dem Vorhandensein einer selbstverständlich intensiven Assimilation wird andererseits die Bewegung der Assimilate entweder zu den Spitzen oder zu der Basis des Pflanzenkörpers gerichtet. Als Endresultat erscheint im ersten Fall die intensive Samenproduktion, die die Entwicklung der monokarpischen Form fördert; im letzten Fall haben wir Knollenbildung und Geophytismus[2]). Die Geophyten und die monokarpischen Arten bilden bekanntlich einen bedeutenden Teil der Monokotyledonen und ihre Mannigfaltigkeit wird mit der Verlängerung der Trockenperiode progressiv gesteigert. Beide sind typische Bewohner der semiariden und der ariden Gebiete[3]). Die sekundäre Verdickung des Stengels, die die Entwicklung der baumartigen Formen fördert, ist bei den Monokotyledonen eine relativ seltene Erscheinung und kommt nur bei manchen Gruppen der Familien der *Liliaceae, Amaryllaceae*, *Iridaceae* und *Dioscoreaceae*, bei den Palmen u. a. vor. Gleichgültig wie sich die Kambiumtätigkeit und das sekundäre Dickenwachstum auswirken[4]), die hier stets außerhalb der Zone vor sich gehen, in der die Leitungsgruppen des primären Holzes angeordnet sind, unterscheiden sie sich doch sehr von der Art, in der das Dickenwachstum des Stengels bei den Dikotyledonen vor sich geht. Der Verteilung ihrer mechanischen Elemente nach, zu denen hier der größte Teil der sekundären Gebilde gehört, weisen die baumartigen monokotylen Pflanzen eine entfernte Ähnlichkeit mit den paläozoischen *Lepidodendraceae* auf. Bei den letzteren kennzeichnen sich die mechanischen Elemente gleichfalls durch eine periphere Anordnung. Bei einer gänzlich anders gearteten Wuchsform und bei einer grundsätzlich verschiedenen inneren Beschaffenheit kommt auf diese Weise wiederum ein Lebenstyp mit vollem Erfolg zustande, der infolge seines nichtzeitgemäßen Auftretens längst eingegangen war. Im Vergleich zu den Dikotyledonen beginnt das sekundäre Wachstum bei den Monokotyledonen sehr spät und öfters nach der endgültigen Verlängerung der Stengelachse[5]), indem das primäre Holz, das seit längerer Zeit funktioniert und seine Leitungs-

[1]) Jeffrey, loc. cit., p. 378.
[2]) A. Arber: Monocotyledons. Cambridge (1923), p. 43—44.
[3]) J. W. Bews: Plant Forms and their Evolution in South Africa. London (1925), p. 112; —.—. Studies in the ecological Evolution of the Angiosperms. — The New Phytologist, Reprint Nr. 16, p. 52 u. 116.
[4]) Nach J. P. Borodin.
[5]) A. Arber: loc. cit.

funktion ununterbrochen besorgt, auf diese Weise seine volle Entwicklungsmöglichkeit erreicht.

Es ist bemerkenswert, daß die baumartigen Monokotyledonen zum größten Teil typische Xerophyten, d. h. Bewohner eines extrem sekundären Standorts darstellen. Dieser Umstand, aber auch die eigenartige Weise, in der das sekundäre Wachstum vor sich geht, das wie gesagt, lange Zeit nach der Befestigung der primären Struktur beginnt, deuten genügend darauf hin, daß die baumartigen Formen dieser Gruppe eine gänzlich moderne Erscheinung darstellen und einen vielleicht nicht ganz vollendeten Versuch zum Übergang dieses biologischen Typs zum ariden und Wüstenklima.

Im Vergleich zu den Dikotyledonen sind die monokotylen Pflanzen in bezug auf die Leitungswirksamkeit ihrer Gefäße als ein bedeutend fortgeschrittener Typ zu bezeichnen. Der Fortfall des sekundären Wachstums, das in einer sehr eigenartigen Weise nur bei einigen Vertretern wiedererscheint, berechtigt zu der Annahme, daß die Entwicklung dieser Gruppe einseitig vor sich gegangen ist mit Rücksicht lediglich auf die Erhaltung der Existenzfähigkeit unter sehr ungünstigen Bedingungen und auf eine maximale Verkürzung der Vegetationsperiode. Die geographische Verbreitung und die Bedingungen, unter denen der größte Teil der monokotylen Landpflanzen existiert, bestätigen diese Charakteristik vollkommen. Es genügt hier nur auf die Rolle hinzuweisen, die die verschiedenen Vertreter der Famile der *Gramineae* bei der Bildung der Pflanzendecke in allen den Gebieten der Erde spielen, die infolge ihrer klimatischen Bedingungen als mehr oder weniger ungünstig für die Existenz der Pflanzenform gelten. Es unterliegt jedoch keinem Zweifel, daß auch die Monokotyledonen ähnlich den dikotylen Pflanzen ihre ökologische Evolution von einem primitiveren Standort und einer primitiveren Struktur begonnen haben.